BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

187

N° 265 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 265, novembre-décembre 1974, Zoologie 187

Apparition et évolution de la glande thyroïde au cours de l'ontogenèse chez *Polypterus senegalus* Cuv. (Pisces, Brachiopterygii)

par A. Thomopoulos *

Résumé. — La thyroïde de *Polypterus* est bilobée, relativement compacte. Son ébauche se forme le cinquième jour après la fécondation suivant le schéma commun à tous les Ostéichthyens. Elle est un amas cellulaire plein, impair, en évagination médiane du plancher pharyngien, au niveau de la bifurcation hyoïdienne de l'aorte ventrale et en contact avec le péricarde sous-jacent Elle se déplace hors de cet épithélium ventro-caudalement pendant les sixième et septième jours, tout en restant juste rostrale à la bifurcation hyoïdienne et en étant reliée au lieu de son origine par un court cordon cellulaire, *le pédicule*. Pendant cette période, elle se creuse d'une cavité. Le huitième jour, elle se détache du pédicule, se déplace dorso-caudalement, se plaçant au-dessus du confluent de l'aorte ventrale avec les artères hyoïdiennes, et commence à présenter les premiers signes d'une activité sécrétoire. Le neuvième jour, elle prend l'aspect d'une vésicule thyroïdienne typique impaire, *le follicule initial*, et se déplace davantage dorso-caudalement pour se loger entre le basibranchial et le tronc aortique ventral. Les onzième et douzième jours, elle se divise par pincement médian en deux parties vésiculaires, placées de part et d'autre du plan sagittal. Chacune d'elles, à partir du treizième jour, présente des allongements antéropostérieurs, des accroissements et fragmentations de la masse glandulaire et une augmentation de la surface des éléments thyroïdiens. Ces derniers se mettent progressivement en contact, de plus en plus large et intime, avec les parois de la veine jugulaire inférieure correspondante qui, par des expansions et digitations, s'insinue dans les espaces existant entre les composants de la glande. A la suite de cette évolution, chacune de ces parties symétriques commence, à partir du vingtième jour, à ressembler aux lobes de la glande adulte. Ceux-ci, situés de part et d'autre du plan sagittal, sous le basibranchial, parallèlement à l'aorte ventrale, ont chacun la forme d'une plaque ovalaire souple, de structure spongieuse, formée d'éléments thyroïdiens disposés en chapelets courts anastomosés et, occupant les interstices, de digitations-expansions de la veine jugulaire inférieure.

Les détails de l'histogenèse et de la morphogenèse de cette thyroïde ont été discutés et un parallèle a été fait entre les divers aspects précités et ceux de la glande des autres Vertébrés, notamment des plus inférieurs.

Abstract. — Apparition and evolution of the thyroid gland during the ontogenesis in *Polypterus senegalus* Cuv. (Pisces, Brachiopterygii). The thyroid gland of the *Polypterus* is bilobed relatively compact. Its primordium is formed on the fifth day after fecundation following the process common to all Osteichthyans. It is a solid, odd cellular mass, in median evagination from the pharyngian floor, at the level of the hyoid bifurcation of the ventral aorta and in contact with the subjacent pericardium. It emigrates out of the pharynx epithelium ventraly and caudaly during the sixth and seventh days though staying just rostraly at the hyoid bifurcation and being connected to the place of its origin by a short cellular cord, *the pedicle*. During this period, it grows hollow. On the eigth day, it separates from the pedicle, emigrates dorso-caudaly, placing itself above the junction of the ventral aorta with the hyoid arteries and begins to show the first signs of a secretory activity. On the ninth day, it takes the appearance of a typical odd thyroid

* *Laboratoire d'Anatomie comparée, Université de Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

vesicle, *the initial follicle* and emigrates still further dorso-caudaly to embed itself between the basibranchial and the ventral aortic trunk. On the eleventh and twelth days it breaks up through a median pinching into two vesicular parts, placed on each side of the sagittal plane. Each one of these parts, from the thirteenth day shows anterior posterior lengthenings, growth and fragmenting of the glandular mass and an enlargement of the surface of the thyroid elements. These elements progressively come into wider and closer contact with the walls of the corresponding inferior jugular vein, which through expansions and digitations permeates the spaces between the glandular compounds. Following this evolution each one of those symmetrical parts from the twentieth day, begins to resemble the lobes of the adult gland. These lobes situated on each side of the sagittal plane, under the basibranchial, in parallel to the ventral aorta, have both the shape of a supple oval plate, with a spongy structure made out of thyroid elements set in short anastomosed strings, with in the interstices digitations expansions of the lower jugular vein.

The details of the histogenesis and morphogenesis of this thyroid gland have been discussed and a parallel drawn between the various above mentioned aspects and those of the gland of other Vertebrates, especially of the lowest forms of Vertebrates.

Introduction

Les thyroïdes décrites chez les Ostéïchthyens peuvent être classées en trois formes principales :

La première, diffuse, est constituée de follicules, isolés ou en petits amas, éparpillés dans le tissu conjonctif lâche de la région sous-pharyngienne ; ils sont localisés ventralement, et parfois aussi dorsalement, au basibranchial, autour de l'aorte ventrale et de ses ramifications branchiales, à une plus ou moins faible distance pouvant s'étendre du corps de la langue jusqu'à la région du péricarde. Leur ensemble, n'ayant ni structure ni distribution ni limites déterminées, ne constitue pas une entité anatomique définie. C'est le cas le plus fréquent chez les Poissons osseux (cf. entre autres : Maurer, 1886 ; Gudernatsch, 1911 ; Harms, 1935 ; Hill, 1935 ; Hoar, 1939 ; Floris et Palmas, 1939 ; Buchmann, 1940 ; Thomopoulos, 1949 ; Lynn et Wachowski, 1952 ; Olivereau, 1954).

La deuxième forme représente un organe compact, encapsulé, rappelant celui des Sélaciens et des Vertébrés supérieurs. Trouvé chez les Téléostéens, il a une position médiane, soit peu en avant ou au niveau de l'extrémité antérieure de l'aorte ventrale (Assheton, 1907 ; Thomopoulos, 1950, chez *Gymnarchus*), soit appliqué contre la face dorsale de l'aorte ventrale à partir de sa deuxième bifurcation branchiale et en avant (Matthews, 1948, chez *Pseudoscarus*, *Sparisoma* et *Scarus*), ou entre les racines des première et troisième paires d'artères branchiales (Addison et Richter, 1932, chez *Xiphias*).

La troisième forme correspond à une glande bilatérale décrite seulement chez *Polypterus senegalus* (Müller, 1844, 1845 ; Thomopoulos, 1951). Elle est composée de deux lobes, réunis éventuellement par un isthme, constitués d'un réseau lâche de vésicules thyroïdiennes typiques, fortement irriguées. Ces lobes sont placés de part et d'autre du plan sagittal, près du basibranchial et dessous, dorso-latéralement et parallèlement à l'aorte ventrale [1].

1. Burne (1926), chez l'adulte de *Lophius piscatorius* (Téléostéen), a décrit une thyroïde en forme de sac creux, ovalaire ou piriforme, relativement bien délimité, situé dans la région médiane sous l'aorte ventrale, au niveau de sa première bifurcation. Cette thyroïde présente certaines ressemblances de structure et de vascularisation avec celle de *Polypterus*.

La thyroïde correspondant aux première et, en partie, deuxième formes a fait l'objet de nombreuses études relatives à son apparition et à son développement embryonnaire et postembryonnaire. Par contre, celle de *Polypterus* n'a donné lieu à aucun travail d'ensemble. Il m'a paru intéressant d'y consacrer cet exposé afin de préciser d'une part les conditions de la naissance de l'ébauche, conformément ou non au schéma général connu chez les Poissons osseux, et, d'autre part, par quel processus évolutif cette ébauche, unique ou non, aboutit à la constitution d'un organe quasiment compact, bilatéral.

Müller (1844, 1845), le premier, a signalé l'existence d'une thyroïde bilatérale chez le Polyptère adulte. Kerr (1907), dans sa remarquable étude sur le développement de *Polypterus*, ne s'occupe pas spécialement de la thyroïde, mais il observe, à propos du système vasculaire, que la veine jugulaire inférieure droite canalise le sang de la glande vers le cœur. Guitel (1914), en étudiant une larve de *Polypterus senegalus* de 59 mm, ne fait aucune allusion à la thyroïde. Allis (1922), en décrivant l'anatomie de la tête de *Polypterus* adulte, rapporte, à propos du système artériel, que l'artère hypobranchiale (artère hyoïdienne efférente de la branchie externe des larves) pénètre dans la thyroïde par une courte branche. Dans une précédente note (Thomopoulos, 1951), j'ai exposé l'anatomie microscopique (localisation, structure, forme, vascularisation) de la thyroïde chez des individus de Polyptère de 46 à 135 mm ; leur glande, à cet âge, présente une constitution comparable à celle de l'adulte. Lors de la séance annuelle des démonstrations de la Société Zoologique de France, j'ai eu l'occasion (Thomopoulos, 1969), à l'aide d'un petit nombre de préparations histologiques, d'illustrer quelques stades de la formation de l'ébauche thyroïdienne et de son évolution chez *Polypterus senegalus* ; plus récemment (Thomopoulos, 1971) j'ai décrit la naissance et l'individualisation de cette ébauche. La rareté du matériel (embryons et jeunes larves, à des stades en séries évolutives) ne m'avait pas permis jusqu'à présent d'achever le présent travail.

Liste des abréviations

A : aorte ventrale ; a : artère thyroïdienne ; aba 1, 2, ... : artère branchiale afférente I, II, ... ; aeb : artère efférente de la branchie externe ; aha : artère afférente des branchies externes ; ahe : artère hyoïdienne efférente ; an : anastomose entre veines jugulaires inférieures ; ap : amas principal ; as : amas secondaire.

B : bifurcation hyoïdienne (confluent de l'aorte ventrale et des artères hyoïdiennes afférentes) ; bb : basibranchial ; be : branchie externe ; bm : muscles brachiomandibulaires.

C : cœur ; cb1, 2, ... : cératobranchial I, II, ... ; ce : cerveau ; cf : cavité folliculaire ; Ch : chorde ; ch : cératohyal ; co : colloïde ; cvl : corps vésiculaire latéral.

D : décollement.

E : ébauche thyroïdienne proprement dite ; e : épithélium pharyngien ; ea : ébauche adénohypophysaire ; et : élément thyroïdien.

f : follicule initial ; fh : fente hyobranchiale ; fo : follicule thyroïdien.

g : granulations pigmentaires.

hb1, 2, ... : hypobranchial I, II, ... ; hy : hypohyal.

i : isthme ; in : intestin.

l : lame péricardique ; lp : lame pharyngienne ; lv : lacune vasculaire (partie de la veine jugulaire inférieure).

m : cellules mésenchymateuses ; mia : muscle interarticulaire ventral ; ms : muscle sternohyoïdien ; mt : mitose.

np : nageoire pectorale.

o : orifice, section de la gaine du pédicule ; oc : organe cémentaire ; oe : œil ; os : ossification.
p : pédicule ; pcp : plage cytoplasmique préfolliculaire ; pf : plafond pharyngien ; ph : cavité pharyngienne ; pl : plancher pharyngien ; pv : plaquette vitelline.
sl : sinus lymphatique.
T : thyroïde ; th : ébauche thyroïdienne.
v : vésicule auditive ; vji : veine jugulaire inférieure ; vo : vésicule olfactive.

Matériel et techniques

Le matériel utilisé pour cette étude est constitué d'une série de stades successifs, prélevés dans des élevages maintenus à une température de 21°C, à partir de l'œuf fécondé jusqu'à l'âge où la thyroïde acquiert ses forme et structure caractéristiques [1]. Les individus ont été fixés dans le liquide de Bouin ou celui de Zenker et inclus dans la paraffine ou le paraplaste ; coupés en séries à 5 µm d'épaisseur, transversalement et, pour certains, longitudinalement, ils ont été colorés à l'azan, à l'érythrosine-aurantia-orange G-bleu de toluidine ou aux laques progressives : trioxyhématéïne-éosine-vert solide ou rouge solide nucléaire-picro-indigocarmin.

L'éclosion, n'ayant pas lieu en un temps bien précis après la fécondation, ne correspond pas à un stade évolutif déterminé de l'individu ; c'est un point de repère sans valeur absolue. Je lui ai préféré l'indication de l'âge des larves à partir du moment de la fécondation.

Malgré l'existence de variations individuelles, on peut établir une hiérarchie relative des faits évolutifs permettant de suivre pas à pas le progrès des modifications des organes.

Au début de l'évolution, où la cadence des changements structuraux est plus rapide, les individus examinés et décrits de stade en stade ont de faibles différences d'âge. Ainsi, on peut saisir aisément ces modifications, même minimes, et rapporter plus facilement et plus sûrement les formes observées les unes aux autres. Ultérieurement, quand les organes sont mis en place, les variations de structure importantes sont plus lentes. Dans ce cas, les individus étudiés appartiennent à des stades plus espacés dans le temps, sans que cela nuise à la constatation des faits essentiels.

J'ai utilisé la méthode de la reconstruction graphique, à partir de dessins obtenus par projection directe de coupes sériées, pour étudier et représenter la forme, la structure et l'emplacement de la thyroïde à chaque stade, ainsi que les connexions des différents vaisseaux sanguins se trouvant en relation avec elle [2].

Les données de toutes les dimensions, longueur des larves comprise, ont été calculées d'après les mesures sur coupes histologiques.

RÉSULTATS

J'ai étudié la morphogenèse de la glande sur plusieurs individus constituant un ensemble évolutif continu, mais je la décrirai seulement chez certains d'entre eux choisis comme formes-types.

1. J'ai pu disposer de ce matériel grâce à la compétence et à l'amabilité de M. J. Arnoult du Muséum national d'Histoire naturelle et Conservateur au Musée océanographique de Monaco. Je l'en remercie bien vivement.

2. Les figures des reconstructions graphiques ont été exécutées par M. Maximo Fernandez-Loscos que je remercie bien vivement.

Pour mieux situer, au cours du développement, la formation de l'ébauche ainsi que les aspects qu'elle revêt ultérieurement, je préciserai pour chaque individu des plus jeunes stades quelques données anatomiques, dont certaines sont liées topographiquement aux éléments glandulaires et d'autres permettent de faire la relation entre l'anatomie d'une larve et l'état évolutif de sa thyroïde. Lors de la description anatomique de ces larves, je les comparerai, surtout les plus jeunes, avec celles dont l'étude, envisagée sous d'autres points de vue, a été faite dans des travaux antérieurs.

Je décrirai la morphogenèse de la thyroïde en neuf stades successifs, choisis de telle sorte que l'aspect de la glande d'un stade donné, tout en étant différent, puisse être rapporté sans difficulté à la forme qu'elle revêt dans celui qui précède et celui qui suit.

On peut répartir ces neuf stades en deux grandes étapes : la première correspond à l'apparition de l'ébauche et à son évolution jusqu'à individualisation en vésicule caractéristique isolée, indépendante, *le follicule initial* ; la deuxième comporte tous les stades successifs de son développement, à partir de ce follicule initial, jusqu'à la forme bilatérale de la thyroïde connue chez l'adulte.

Première étape

Bien que dans une précédente note (Thomopoulos, 1971) je me sois occupé de cette première étape, je crois utile de la reprendre pour la replacer dans le contexte de la morphogenèse de la glande dans son ensemble.

Pour la commodité de l'exposé, on peut subdiviser la première étape en trois stades successifs.

Premier stade : forme de l'ébauche compacte, prévésiculaire

Apparition de l'ébauche au sein du plancher pharyngien et évolution in situ.

J'illustrerai ce premier stade en étudiant deux larves présentant des aspects évolutifs très voisins.

1a. — *Larve de 4 jours et 19 heures*

Les premiers indices de formation de l'ébauche thyroïdienne se présentent chez une larve âgée de 4 jours et 19 heures (ce qui correspond à plus de 24 heures après l'éclosion) (fig. 1 a et b).

Elle a 5,5 mm de longueur totale et ressemble à celle du stade 30 décrite par Kerr (1907). La mâchoire inférieure n'étant pas encore ébauchée, la tête est appliquée presque entièrement contre le sac vitellin, volumineux et ellipsoïdal. Les organes cémentaires, sous l'aspect de ventouses, se dirigent vers le bas et l'avant, à partir du bord latéro-antérieur, de chaque côté de la tête. Chacune des deux branchies externes, finement ramifiées, comporte une quinzaine de filaments. Les nageoires pectorales sont ébauchées sous forme d'un épaississement ectodermique situé peu en arrière du niveau de ces branchies, à la surface du corps, dans la région recouvrant le sac vitellin, près du tronc. Des chromatophores en nombre restreint sont épars sur la surface de la larve ; n'existant pas sur la nageoire embryonnaire, ils sont relativement plus denses sur la tête, le vitellus et la face latéro-ventrale du tronc. Les yeux, bien qu'individualisés, comportant un cristallin complètement

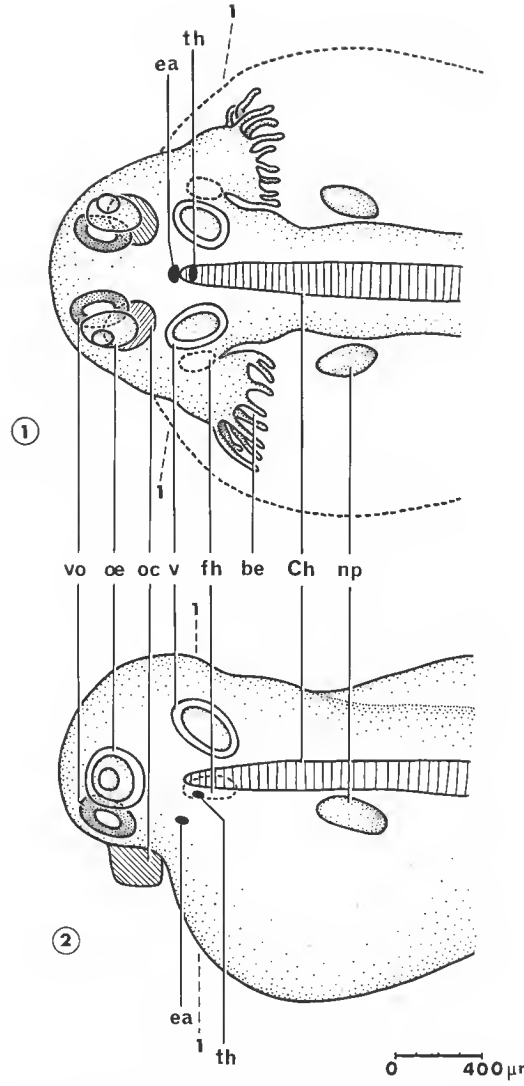

Fig. 1. — Larve n° 1a (4 jours et 19 heures).
Reconstruction graphique réalisée à partir de coupes histologiques transversales. L'ébauche thyroïdienne (th) se trouve à un niveau correspondant à celui de la moitié antérieure de la fente hyobranchiale (fh) et un peu en arrière de celui de l'ébauche adénohyphophysaire (ea).
1, vue dorsale ; 2, vue latérale. Les droites discontinues 1-1 indiquent l'emplacement du niveau de la coupe 1 de la planche I.

détaché de l'épiderme originel, ne font pas saillie à la surface de la tête et sont à peine visibles par transparence à travers l'épiderme. Le pharynx, outre deux cavités (une de chaque côté) courtes et relativement volumineuses, liées aux fentes hyobranchiales, est obstrué ; ses plafond et plancher se trouvent étroitement accolés, constituant la lame pharyngienne, épaissie dans ses bords latéraux. Celle-ci, au niveau du cœur antérieur et en position médiane, est juxtaposée à la lame péricardique, aux artères hyoïdiennes afférentes et à leur confluent avec l'aorte ventrale, aucune couche mésenchymateuse n'existant encore dans cette région. Aucune fente branchiale n'est percée, sauf l'hyobranchiale (de la branchie externe), largement ouverte mais ne pouvant pas être fonctionnelle, le pharynx étant sans cavité. Dans le tractus digestif, la portion située au niveau du sac vitellin est en pleine organisation, alors que la partie plus postérieure constitue un tube à paroi épaisse, se poursuivant jusqu'à 2 mm de l'extrémité postérieure du corps, où il se coude à angle obtus, pour déboucher au bord de la nageoire embryonnaire. Dans le splanchnocrâne, les ébauches des arcs (hyoïde, premier et deuxième branchiaux) sont représentés par de simples blastèmes correspondant surtout à leur partie cérato-. Ils comportent tous les lumières des artères correspondantes. L'ébauche commune des 3e et 4e arcs a l'aspect d'un blastème en organisation, mal défini et difficilement reconnaissable. L'ébauche du basibranchial n'est pas encore apparue. Les artères hyoïdiennes afférentes et l'aorte ventrale sont les vaisseaux les mieux développés dans la région sous-pharyngienne.

La toute première ébauche thyroïdienne prend naissance au sein du plancher de la lame pharyngienne, en position médiane, juste en avant du confluent des artères hyoïdiennes avec l'aorte ventrale (bifurcation hyoïdienne) et au niveau de la partie rostrale des grandes fentes hyobranchiales. C'est un amas plein [1], sphéroïde (pl. I, 1), dont les cellules, sans orientation apparente, se distinguent de leurs voisines par un cytoplasme plus chromophile, contenant davantage de plaquettes vitellines et granulations pigmentaires caractéristiques, qu'elles conserveront longtemps au cours de leur évolution. De dimensions de 30 µm sur 30 µm et de 20 µm de hauteur, il constitue un épaississement local, restreint, du plancher pharyngien, faisant saillie vers le bas, en se plaçant juste rostralement à la bifurcation hyoïdienne, contre la lame péricardique. Il se situe à 150 µm environ caudalement à l'évagination du plafond pharyngien, formant l'ébauche adéno-hypophysaire ; celle-ci est, à cet âge, un diverticule placé contre la neuro-hypophyse sus-jacente, au niveau de l'extrémité antérieure de la chorde dorsale.

1b. — *Larve de 5 jours et 5 heures*

Un individu plus âgé de 10 heures présente peu de modifications anatomiques importantes par rapport à la larve précédente.

L'ébauche thyroïdienne (pl. I, 2) a conservé, inchangée, sa position au sein du plancher pharyngien, juste en avant de la bifurcation hyoïdienne. D'aspect sphéroïde, son volume s'est légèrement accru (40 µm sur 40 µm et 27 µm de hauteur). Ses cellules, ayant gardé les mêmes caractéristiques, ont pris une disposition radiaire ; leurs noyaux, rangés près du bord de l'amas, ont laissé vers le centre une plage cytoplasmique plus claire, préfigurant son évolution ultérieure en structure vésiculaire.

1. On peut parfois y déceler une cavité arrondie, non folliculaire, de petit diamètre, ne comportant aucune substance chromophile.

Deuxième stade : ébauche de forme vésiculaire pédiculée

Pendant cette période qui dure 48 heures (6e et 7e jours), plusieurs modifications anatomiques se produisent dans la larve, mais deux d'entre elles sont plus étroitement liées topographiquement à l'évolution de l'ébauche :

1. On assiste au début de la formation de la mâchoire inférieure. Ceci implique, entre autres, le développement progressif d'une couche de cellules mésenchymateuses sous le plancher pharyngien. Il en résulte un éloignement de plus en plus grand entre les lames pharyngienne et péricardique. Dans l'espace séparant ces deux structures, l'ébauche se déplace, au début, au-dessous et en contact avec la lame pharyngienne, puis, en s'éloignant, entre celle-ci et la lame péricardique.

2. La cavité pharyngienne commence à se former par un décollement progressif, de l'avant vers l'arrière, des plafond et plancher de la lame pharyngienne ; elle n'est réelle et complète, même pour les larves les plus âgées de ce stade, que jusqu'au niveau de l'ébauche, alors que plus en arrière elle est incomplète ou absente.

Pour illustrer cette période, je décrirai trois larves constituant par leur âge et leur anatomie trois maillons successifs d'un même processus évolutif.

2a. — *Larve de 5 jours et 18 heures*

Elle ressemble à celle du stade 31 décrite par Kerr (1907). Les filaments des branchies externes ont presque doublé en nombre, à la suite de ramifications secondaires. Les nageoires pectorales, en s'allongeant vers l'arrière, ont leur extrémité postérieure détachée de la surface du corps pendant environ 165 μm. La mâchoire inférieure commence à s'ébaucher sous forme d'une faible proéminence à la surface de la partie antérieure de la région du sac vitellin, sous la tête. Dans le squelette du splanchnocrâne, le blastème correspondant à l'ébauche du cartilage de Meckel commence à s'organiser. De rares granulations pigmentaires existent sur la nageoire embryonnaire.

L'ébauche thyroïdienne présente une évolution revêtant un double aspect : migration par prolifération-pédiculisation et début de vésiculation. L'amas cellulaire de forme prévésiculaire de l'ébauche de la larve précédente, à la suite d'un accroissement, a migré [1] vers le bas et vers l'arrière, de 25 μm environ ; il est placé sous et contre la lame pharyngienne (pl. 1, 3) juste en avant de la bifurcation hyoïdienne. Une traînée de cellules, évagination locale du plancher pharyngien, constitue le pédicule qui assure la liaison du bord antérieur de l'ébauche proprement dite, déplacée, avec le lieu de son origine.

Cette ébauche est sphéroïde et ses dimensions ont légèrement augmenté (45 μm sur 45 μm et 28 μm de hauteur). La plage cytoplasmique de son centre est creusée d'une petite cavité folliculaire (1 μm sur 1,5 μm) ne contenant pas de substance chromophile.

Ses cellules ne présentent pas de limites apparentes et ont conservé les mêmes caractéristiques qu'auparavant. Les limites du pédicule et de l'ébauche proprement dite d'une

1. Ce néologisme a été utilisé ces dernières années par certains auteurs pour désigner le déplacement de groupes de cellules ou d'ébauches au cours de l'ontogenèse. Ce déplacement, dont le lieu d'origine peut, le cas échéant, être connu mais non l'aboutissement, doit être distingué de celui exprimé par le terme « émigrer » dans lequel est contenue la notion de point de départ et de point d'arrivée.

part, et du plancher pharyngien d'autre part, au niveau de leurs jonctions, ne sont pas précises ; le passage d'une structure à l'autre s'effectue progressivement, tant du point de vue morphologique que cytologique. Mais les caractères des cellules du pédicule (chromophilie cytoplasmique, granulations pigmentaires, plaquettes vitellines) les rendent davantage comparables à celle du plancher pharyngien qu'à celles de l'ébauche proprement dite. C'est la première forme vésiculaire de l'ébauche thyroïdienne correspondant à un stade précoce de la vésicule de Maurer, décrite chez certaines espèces (Maurer, 1886 ; Thomopoulos, 1949, chez la Truite ; Hill, 1935, chez *Amia* ; Hoar, 1939, chez le Saumon).

2b. — *Larve de 6 jours et 9 heures*

Cet individu, de 13 heures plus âgé que la larve précédente, a réalisé un progrès anatomique perceptible, entre autres, par le développement plus prononcé de la mâchoire inférieure et par l'existence, pour la première fois, dans le splanchnocrâne, d'ébauches présentant dans leur partie médiane un début de structure procartilagineuse (noyaux moins serrés que précédemment, ayant une certaine orientation par endroits). La disposition des éléments du splanchnocrâne, les uns par rapport aux autres, est facilement distincte sur des coupes sagittales et parasagittales qui permettent également d'observer aisément la position relative des ébauches adénohypophysaire (ayant la forme de la poche de Rathke) et thyroïdienne.

L'ébauche thyroïdienne (pl. I, 4) a conservé les mêmes forme et dimensions et elle ne contient aucune substance chromophile dans sa cavité de faible volume. Elle semble s'être déplacée davantage vers l'arrière, tout en étant toujours reliée au plancher pharyngien par le pédicule cellulaire de 30 µm environ de longueur. Ici aussi, les limites entre le bord antérieur de l'ébauche proprement dite et le pédicule qui lui fait suite ne sont pas nettement tracées. Mais les différences cytologiques (chromophilie du cytoplasme, etc.) permettent de distinguer les deux structures l'une de l'autre, sur coupes sagittales ou parasagittales, là où elles sont juxtaposées.

2c. — *Larve de 6 jours et 17 heures*

Elle accuse un net progrès dans l'évolution de la région pharyngo-branchiale. Dans la lame pharyngienne, on peut distinguer trois secteurs. Le premier situé en avant, à partir du niveau de l'ébauche thyroïdienne ; les plafond et plancher, écartés, constituent deux couches cellulaires distinctes. Le deuxième se trouve au niveau même de l'ébauche ; les plafond et plancher, appliqués l'un contre l'autre, présentent par endroits des décollements limités préfigurant un clivage ultérieur plus complet. Le troisième, s'étendant du niveau de l'ébauche vers l'arrière, a ses deux feuillets étroitement accolés.

Dans le splanchnocrâne, l'ébauche du cartilage de Meckel, orientée transversalement dans la partie antérieure de la mâchoire inférieure, a une structure procartilagineuse. La portion cérato- des arcs hyoïde et branchiaux présente cette même construction, plus reconnaissable chez les antérieurs que chez les postérieurs. Autour de ces ébauches squelettiques, se forment les jeunes branchies, dont les deux premières sont individualisées et les autres en voie de l'être ; toutes possèdent des lumières vasculaires bien délimitées.

Entre les lames pharyngienne et péricardique, la couche mésenchymateuse atteint,

au niveau de la bifurcation hyoïdienne et en position médiane, une épaisseur d'environ 80 μm. On peut considérer cette larve comme étant légèrement moins âgée que celle de 7,1 μm décrite par Daget, M. L. Bauchot, R. Bauchot et Arnoult (1964).

L'ébauche thyroïdienne (pl. I, 5) est constituée de deux parties plus distinctes que précédemment :

— l'ébauche proprement dite, corps vésiculaire sphéroïde de 45 μm de diamètre ; éloignée ventralement du plancher pharyngien, elle est placée à mi-distance entre les lames pharyngienne et péricardique, en position médiane, juste en avant de la bifurcation hyoïdienne ; ses cellules ont conservé les mêmes caractéristiques qu'auparavant, ce qui les distingue de leurs voisines mésenchymateuses ; leurs noyaux, disposés à la périphérie, laissent vers le centre une plage cytoplasmique comportant deux à trois cavités folliculaires de faible diamètre (3 μm maximum) ;

— le pédicule, cordon cellulaire de 30 μm de longueur, dont la section transversale comporte 2 à 4 cellules ; placé obliquement sur le plan sagittal, il relie la partie antérieure du corps vésiculaire avec, rostralement et dorsalement, la région pharyngienne originelle. Au niveau de la jonction de celle-ci avec le pédicule, élargi à cet endroit, il n'existe aucune discontinuité, tant topographique que cytologique, illustration d'une évagination explicitée aussi par le fait qu'à ce niveau précis le plancher se décolle localement du plafond, en s'enfonçant vers le bas, formant une sorte d'entonnoir. Cette région se trouve peu en arrière du niveau de l'ébauche adénohypophysaire, alors qu'auparavant elle en était distante de plusieurs dizaines de μm. A cet âge, l'ébauche du basibranchial n'est pas encore formée en position médiane, entre le plancher pharyngien d'une part, et le corps vésiculaire de l'ébauche thyroïdienne et l'aorte ventrale d'autre part. Cette absence est en relation étroite avec l'existence du pédicule, lien de l'ébauche proprement dite avec le plancher pharyngien. La rupture de ce lien intervient un peu plus tard, quand le basibranchial commence à s'installer en position médiane sous ce plancher.

Il est intéressant de remarquer que pendant ce stade (6e et 7e jours), l'ébauche proprement dite, malgré son éloignement vers le bas et vers l'arrière du lieu de son apparition, se trouve toujours juste en avant du confluent des artères hyoïdiennes avec l'aorte ventrale. On peut donc penser que sa migration n'est qu'apparente, conséquence de l'allongement vers l'avant de la lame pharyngienne ; de ce fait, le lieu de naissance de l'ébauche, entraîné vers l'avant, s'éloigne d'elle. Dans ce même laps de temps, l'aorte ventrale n'aurait pas réalisé un allongement de même ampleur. Ce point de vue est étayé par le fait que la distance qui sépare les niveaux des lieux de naissance des ébauches adénohypophysaire et thyroïdienne diminue de jour en jour ; elle est de 150 μm environ le 5e jour, pour n'être que de quelque dizaines de μm à la fin de ce stade (7e jour). D'autre part, la migration dans le sens dorso-ventral semble être réelle en grande partie, puisque l'amas cellulaire constituant l'ébauche se place hors du plancher pharyngien et que le pédicule s'allonge de plus en plus. Cette composante de la migration de l'ébauche est rendue possible par la formation et l'accroissement de la couche mésenchymateuse dans la mâchoire inférieure en développement.

Troisième stade : détachement et individualisation de l'ébauche ; disparition du pédicule

L'ébauche thyroïdienne a la forme d'une vésicule unique, médiane, isolée ou en voie de l'être, contenant peu ou pas de colloïde.

J'examinerai pour ce stade trois larves, à des degrés d'évolution croissants et très proches les uns des autres.

3a. — *Larve de 7 jours et 11 heures*

Par rapport à la larve précédente, des changements anatomiques sont à signaler dans la mâchoire inférieure.

1. Le plus important, en relation avec l'évolution de l'ébauche thyroïdienne, est l'apparition dans son voisinage de l'ébauche du basibranchial. Cette pièce squelettique du splanchnocrâne se développe en position médiane, immédiatement sous le plancher pharyngien, dorsalement à l'aorte ventrale et au confluent de cette dernière avec les artères hyoïdiennes. Il est représenté, à cet âge, par un blastème plat, disposé frontalement ; en état de précartilage dans sa plus grande partie, il a une section transversale en ∞, les bords latéraux épais et la région médiane mince.

2. Les blastèmes des hypobranchiaux sont présents, ainsi que ceux des dentaires, situés sur les bords des ébauches du cartilage de Meckel.

3. Les artères hyoïdiennes efférentes et les veines jugulaires inférieures, vaisseaux impliqués dans l'irrigation de la thyroïde, sont reconnaissables.

L'état d'évolution de cette larve doit se trouver entre celui des stades 7,1 mm et 7,9 mm décrits par Daget, M. L. Bauchot, R. Bauchot et Arnoult (1964).

Dans l'ébauche thyroïdienne le pédicule (pl. I, 8), cordon cellulaire, plus mince (une cellule par section transversale) et plus long (une cinquantaine de µm) que précédemment, a son extrémité proximale élargie, attachée au plancher pharyngien, dans la région où a pris naissance l'évagination qui a formé l'ébauche. Dans cet endroit, ainsi que dans celui du plafond récemment décollé, il existe des plaquettes vitellines et une faible pigmentation, alors que les cellules voisines en contiennent très peu ou pas du tout. Le pédicule, placé sur le plan sagittal, se dirige vers le bas et vers l'arrière, en passant juste rostralement au bord antérieur du blastème du basibranchial. Pendant son trajet, il est entouré d'une sorte de gaine formée d'une mince membrane le séparant du mésenchyme environnant et laissant autour de lui un petit espace ne contenant aucune substance chromophile. Son extrémité distale atteint la région sous le basibranchial où elle s'arrête, sans se mettre en contact avec l'ébauche proprement dite. Par contre, la gaine du pédicule se poursuit vers le bas et vers l'arrière pendant environ 15 µm jusqu'au bord antéro-supérieur de cette ébauche (pl. I, 7).

L'ébauche proprement dite (pl. I, 6) est un amas cellulaire sphéroïde de 40 µm de diamètre, creusé d'une cavité à bords irréguliers et imprécis, de 10 µm environ de diamètre, ne contenant pas de substance chromophile. Situé dans la couche mésenchymateuse sous le basibranchial, en position médiane et juste en avant de la bifurcation hyoïdienne, il est facile à distinguer de son entourage par la chromophilie de ses cellules, les plaquettes vitellines et les granulations pigmentaires qu'elles contiennent. C'est la première image de structure vésiculaire de l'ébauche ; isolée et indépendante, elle vient d'être détachée du pédicule

qui persiste encore sur presque toute sa longueur. La cavité qu'elle comporte, provenant de la fusion d'autres cavités plus petites existant dans l'ébauche de la larve précédente, résulte probablement du retrait progressif des bords centraux des cellules marginales. Étant en voie de formation et n'ayant pas de contours réguliers, elle ne donne pas encore à l'ébauche proprement dite l'aspect caractéristique d'une vésicule thyroïdienne.

3b. — *Larve de 7 jours et 20 heures*

Cet individu de 9 heures plus âgé que le précédent présente dans la région pharyngo-branchiale certaines modifications anatomiques dont les plus importantes sont les suivantes :

— les deux feuillets de la lame pharyngienne restent décollés et distincts l'un de l'autre, de l'avant jusqu'au niveau postérieur de l'aorte ventrale ; au-delà, vers l'arrière, leur contact devient de plus en plus intime ;

— le cartilage du basibranchial en formation, ayant poussé vers l'avant, atteint le niveau de l'évagination du plancher pharyngien qui a donné naissance à l'ébauche proprement dite et s'interpose entre ces deux structures ;

— les ébauches du cartilage de Meckel et des éléments cérato- des arcs hyoïde et branchial I ont une structure de proto-cartilage ; les jeunes chondroblastes sont plus éloignés les uns des autres que précédemment, ayant élaboré davantage de substance fondamentale. Celle-ci commence à être chargée de groupements anioniques (p. ex. sulfates) et, par conséquent, à devenir légèrement basophile.

L'ébauche thyroïdienne ne comporte plus de pédicule ; ce dernier a complètement disparu, ses cellules, dans la mesure où elles existent, n'étant pas reconnaissables parmi celles du mésenchyme. Mais la région médiane du plancher pharyngien, où il était attaché précédemment, présente encore une prolifération locale réduite, vestige de l'évagination qui a formé le pédicule et a permis la migration de l'ébauche proprement dite. Celle-ci (pl. I, 9) semble avoir migré caudalement et dorsalement par rapport à la bifurcation hyoïdienne, pour se placer dorsalement, contre cette bifurcation. Constituée par le seul corps vésiculaire, elle est formée d'un amas cellulaire ovoïde légèrement aplati ; ses dimensions sont longitudinalement de 55 µm, latéralement de 60 µm et dorso-ventralement de 35 µm. Elle comporte une cavité sphéroïde ou deux plus petites, contenant une faible quantité d'une substance chromophile, P.A.S. positive, qui serait de la colloïde. Ses cellules, dont les limites se dessinent pour la première fois, contiennent des plaquettes vitellines, de fines granulations pigmentaires et d'autres, rares, légèrement plus volumineuses, chromophiles et P.A.S. positives ; celles-ci représenteraient les premiers indices d'une activité de sécrétion de colloïde.

Chez quelques individus, et c'est le cas de celui de la planche I, 9, l'ébauche proprement dite peut présenter une petite excroissance cellulaire latérale, s'étendant sur une quinzaine de µm de longueur et pouvant prendre un aspect prévésiculaire. Cette disposition est une tentative précoce de complication de la structure de l'ébauche, ne donnant pas lieu à une formation de parties annexes et ne modifiant pas le schéma de la morphogenèse de la glande décrit dans les pages suivantes.

De la description de cette larve les trois points suivants sont à retenir :

— pour la première fois absence complète de pédicule ; l'ébauche thyroïdienne est

une vésicule isolée ayant totalement rompu ses attaches avec le plancher pharyngien, mais ne présentant pas encore l'aspect typique d'un follicule glandulaire.

— apparition dans l'ébauche d'indices d'une activité sécrétoire, concrétisée par la présence, dans sa cavité et dans ses cellules, de faibles quantités d'une substance chromophile et P.A.S. positive, étant de toute évidence de la colloïde.

— position de l'ébauche, non pas juste en avant, mais dorsalement et contre la bifurcation hyoïdienne.

3e. — *Larve de 8 jours et 20 heures*

Les progrès anatomiques réalisés par cette larve de 24 heures plus âgée que la précédente ne sont pas négligeables. Le basibranchial, ayant poussé vers l'avant, en même temps que la mâchoire inférieure dans son ensemble, atteint, par son bord antérieur, le niveau de l'adénohypophyse. Celle-ci, située dorsalement contre le plafond pharyngien et en contact avec la neurohypophyse, constitue une vésicule complète à parois épaisses ; dans sa partie antérieure, un étroit canal établit la communication de sa petite cavité avec celle du pharynx. Toutes les pièces squelettiques du splanchnocrâne présentent, au moins en partie, une structure de proto-cartilage. Sur les bords du cartilage de Meckel, l'os dentaire en formation comporte des ébauches de dents. Les cavités buccale et pharyngienne, à la suite du décollement complet de leurs plafond et plancher, sont en libre communication entre elles, de même qu'avec celle du tube digestif. Ainsi, le tractus alimentaire est, pour la première fois, creusé d'une cavité continue dans toute sa longueur mais il ne doit pas pouvoir être fonctionnel, sa formation au niveau moyen du sac vitellin n'étant pas encore achevée. Le poumon est ébauché sous l'aspect d'une gouttière bien dessinée, de 75 µm de longueur, en position médiane dans le plancher pharyngien, au niveau antérieur de l'insertion des nageoires pectorales. Cette ébauche, à peine reconnaissable dans la larve précédente, a été, sous cet aspect actuel, illustrée par Kerr (1907) à propos de la description du stade 33 auquel doit être comparée cette larve. L'organisation de la région sous-pharyngienne s'est également améliorée en raison des faits suivants :

— la couche mésenchymateuse située sous le basibranchial s'est épaissie ; de ce fait, la distance entre ce dernier et l'aorte ventrale s'est accrue et l'ébauche thyroïdienne a pu se déplacer dorsalement par rapport à celle-ci ;

— la vascularisation veineuse a progressé ; les veines jugulaires inférieures, qui, chez les individus plus âgés, canalisent le sang d'irrigation de la thyroïde vers le cœur, et dont le début de mise en place a été signalé lors de la description de la larve 3a (7 jours et 11 heures), présentent actuellement, au niveau de l'emplacement de la future glande, des élargissements lacunaires. Ceux-ci seront ultérieurement impliqués dans l'irrigation, la disposition et l'étendue de la thyroïde. D'autre part, leurs principales ramifications dans cette région sous-pharyngienne sont formées.

L'ébauche thyroïdienne (pl. I, 10), entièrement séparée du plancher pharygien par l'interposition du basibranchial allongé rostralement, est une vésicule typiquement glandulaire de forme sphéroïde, aplatie dans le sens dorso-ventral (= *follicule initial*). Son volume a très légèrement varié (largeur 55 µm, longueur 65 µm, hauteur 32 µm). Sa cavité, centrale, à contours précis, est ovoïde, de dimensions 15 µm sur 15 µm et 30 µm latéralement ; elle contient de la colloïde d'aspect spumeux en raison de ses nombreuses vacuoles.

Dans l'épaisseur de sa paroi, les cellules, plus chromophiles que leurs voisines mésenchymateuses, contiennent plusieurs granulations pigmentaires et de rares plaquettes vitellines. Elle est située entre le basibranchial et l'aorte ventrale, plus près de celle-ci et à 40 μm environ caudalement du niveau de la bifurcation hyoïdienne.

Dans cette larve on peut remarquer que l'ébauche thyroïdienne proprement dite, devenue *le follicule initial*, présente sur son bord gauche une tentative de complication de sa forme, mais moins prononcée que dans la larve précédente. Elle ne semble pas, elle non plus, s'écarter du schéma de son évolution exposé ci-dessous.

Pendant cet ultime stade de l'évolution de l'ébauche proprement dite, d'une part son individualisation est réalisée par la rupture complète de ses attaches avec le plancher pharyngien et la disparition totale du pédicule, d'autre part sa migration s'achève ; au début elle se situe juste rostralement à la bifurcation hyoïdienne, puis elle se déplace progressivement vers l'arrière et vers le haut, pour s'installer dorsalement et à 40 μm en arrière de cette bifurcation. Cette migration est relative et semble résulter de la croissance de la mâchoire inférieure dans son ensemble et, conjointement, des faits suivants :

— l'augmentation de la couche mésenchymateuse sous le plancher pharyngien ;

— l'éloignement, ainsi rendu possible, par rapport à ce dernier, de l'aorte ventrale et de son confluent avec les artères hyoïdiennes afférentes ;

— l'allongement de l'aorte ventrale et par conséquent la poussée de son extrémité antérieure vers l'avant et vers le bas, sous l'ébauche.

En ce qui concerne la disposition anatomique vasculaire, il faut noter qu'au début, quand l'espace entre les lames pharyngienne et péricardique était faible, les artères hyoïdiennes afférentes, l'aorte ventrale et son confluent avec celles-ci se trouvaient sur le même plan frontal. Puis, à la suite de l'augmentation de l'épaisseur de la couche mésenchymateuse dans la région sous-pharyngienne et des modifications anatomiques locales survenues, les artères hyoïdiennes afférentes ne sont plus sur le même plan que l'aorte ventrale ; elles se courbent ventralement et caudalement, à partir de leur confluent avec celle-ci, au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du plan sagittal. Cette disposition, d'ailleurs, s'accentue au cours des stades ultérieurs.

Deuxième étape

Elle couvre le laps de temps qui s'écoule depuis le moment où l'ébauche vésiculaire indépendante (follicule initial) a été créée, jusqu'à l'établissement de la glande bilatérale connue chez l'adulte, en passant par des aspects intermédiaires reliés par des traits morphologiques communs. Elle comporte les six derniers stades, du 4e au 9e inclus, dont le 4e fait suite au dernier de l'étape précédente ; le 9e correspond à la forme définitive de la thyroïde.

Pour chacun de ces stades j'étudierai une larve ou éventuellement deux, afin de décrire des faits ne présentant pas de discontinuités morphogénétiques.

Quatrième stade

L'ébauche thyroïdienne a l'aspect d'une vésicule aplatie localement ; ses parois dorsale et ventrale, étant très rapprochées ou jointes dans la région médiane, déterminent

progressivement la formation de deux structures vésiculaires, quasiment symétriques de part et d'autre du plan sagittal. Celles-ci, chez les plus jeunes larves, ont des cavités communicantes ou presque, et sont légèrement allongées en pointe mousse vers l'avant ; chez les plus âgées, les cavités sont isolées et la forme est allongée aussi bien vers l'avant que vers l'arrière.

4a. — *Larve de 10 jours et 10 heures*

De longueur totale de 8,1 mm, la larve a résorbé presque complètement le vitellus ; il en reste une faible quantité, décelable sur coupes. Le tube digestif ayant achevé son

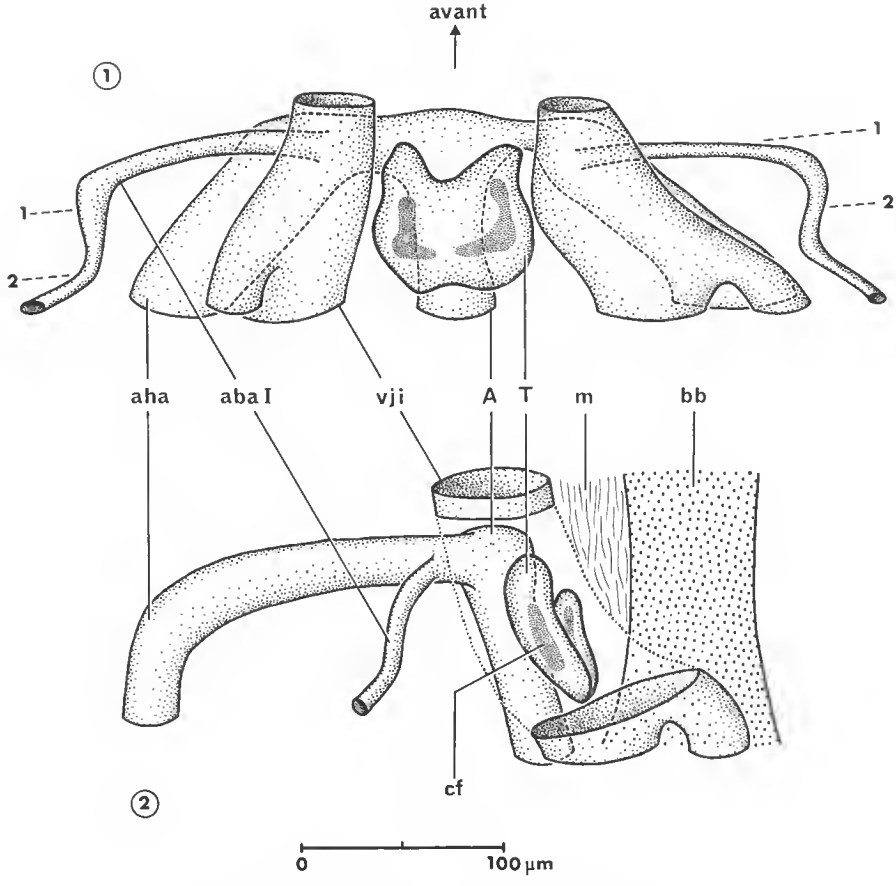

Fig. 2. — Larve n° 4a (10 jours et 10 heures).
Reconstruction graphique de la thyroïde (T) et des principaux organes de sa région. Elle montre l'aspect général de la jeune glande et son emplacement par rapport aux veines jugulaires inférieures (vji), l'aorte ventrale (A) et ses ramifications.
1, vue dorsale ; les droites discontinues 1-1 et 2-2 indiquent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche II ; 2, vue latérale côté gauche. La veine jugulaire inférieure, bien qu'elle se trouve sur le premier plan, est dessinée en partie en pointillé pour que la glande et l'aorte ventrale sous-jacentes puissent être représentées plus clairement.

organisation, le tractus alimentaire, percé ainsi d'une cavité sans discontinuité sur toute sa longueur, doit pouvoir, pour la première fois, être fonctionnel. Ceci semble plausible du fait de l'épuisement presque total du vitellus.

La thyroïde est représentée par une vésicule (aplatie partiellement dans le sens dorso-ventral) ayant subi une sorte de pincement dans sa région médiane. De ce fait sa cavité, très diminuée en hauteur au centre, persiste dans les bords latéraux. Il en résulte la création de deux structures vésiculaires incomplètes de part et d'autre du plan de symétrie, communiquant ou presque en position médiane (pl. II, 1 et 2). Chacune présente rostralement une prolifération de son bord antérieur, en pointe émoussée de 25 µm environ de longueur. L'ensemble (fig. 2), vu dorsalement, rappelle la forme d'une tête de chat, les oreilles représentant les proliférations antérieures. De dimensions maximales longitudinalement de 70 µm, latéralement de 85 µm et dorso-ventralement de 30 µm, il est situé dorsalement à l'aorte ventrale, sa région moyenne contre celle-ci et l'extrémité antérieure de ses proliférations au niveau de la bifurcation hyoïdienne. Les cellules qui composent la toute jeune glande ont conservé les mêmes caractéristiques cytologiques qu'auparavant mais les plaquettes vitellines sont devenues moins nombreuses. Sa cavité, plus haute au niveau de ses bords latéraux, comporte de la colloïde spumeuse. Les veines jugulaires inférieures symétriques, bien que relativement proches de la thyroïde du fait de leur élargissement local, ne sont pas encore en contact avec elle.

4b. — *Larve de 11 jours et 10 heures*

Elle a 8,2 mm de longueur totale et a complètement résorbé le vitellus. Les artères hyoïdiennes efférentes, très fins vaisseaux, par endroits difficilement reconnaissables, sont en place ; elles se mettent en communication avec les veines jugulaires inférieures lacunaires correspondantes à un niveau situé peu en avant de la bifurcation hyoïdienne par une courte et large ramification encore peu précise.

La thyroïde (fig. 3 ; pl. II, 3 et 4) ressemble à celle de la larve précédente, avec la différence significative que le pincement de la vésicule issue de l'ébauche devient complet dans sa région médiane où ses parois dorsale et ventrale se mettent en contact ; sa cavité y disparaît alors qu'elle persiste dans les bords latéraux. Il en résulte la création de deux vésicules thyroïdiennes typiques, quasiment symétriques, reliées en position médiane au-dessus de l'aorte ventrale par un isthme, lame cellulaire provenant de l'accolement des parois dorsale et ventrale du follicule initial. Les bords antérieur et postérieur de ces vésicules nouvellement formées prolifèrent en pointe émoussée, légèrement vers l'avant et vers l'arrière, l'isthme qui les réunit étant de 25 µm plus court qu'elles. Dans la cavité de chacune il existe une petite quantité de colloïde spumeuse. Quant aux dimensions générales, à la position de la glande et aux caractères cytologiques de ses cellules, il n'y a pas de changement. Les veines jugulaires inférieures ne sont pas encore entrées en contact avec les éléments thyroïdiens.

De la description de ce stade, il faut retenir qu'à partir du follicule initial unique ont pris naissance deux vésicules typiques, présentant une tendance à l'allongement vers l'avant et vers l'arrière ; que ces vésicules sont placées de part et d'autre du plan de symétrie, au-dessus, près de l'aorte ventrale et réunies par un isthme ; qu'elles ne sont pas encore

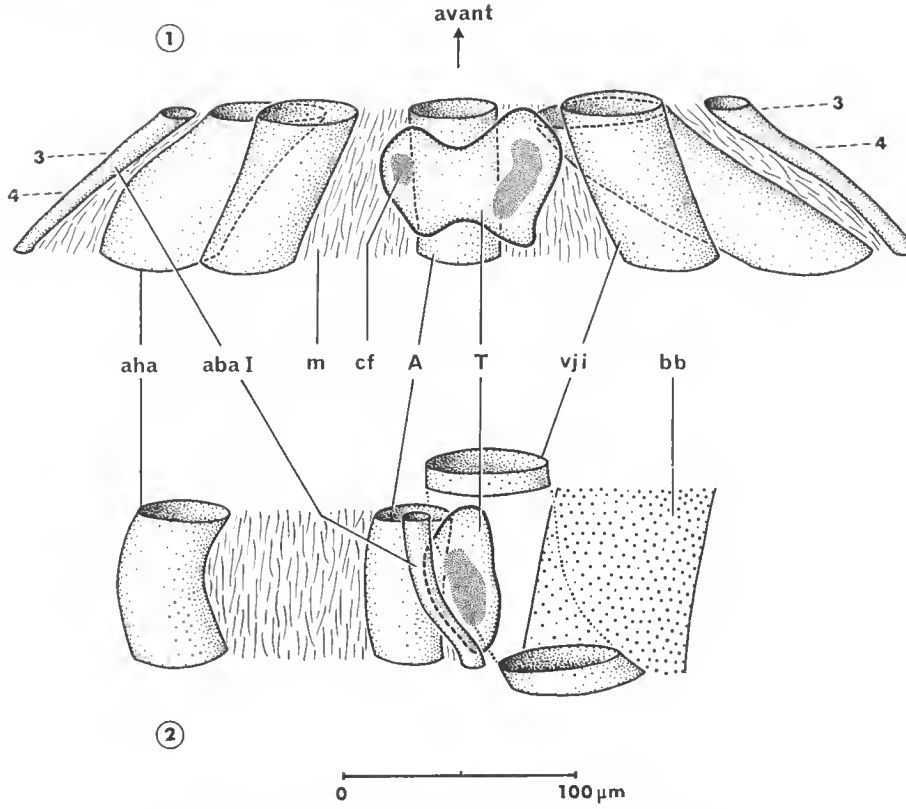

Fig. 3. — Larve n° 4b (11 jours et 10 heures).
Reconstruction graphique à partir de coupes transversales. Elle montre l'aspect de la thyroïde (T) et sa position par rapport aux principaux vaisseaux qui l'entourent.
1, vue dorsale ; les droites discontinues 3-3 et 4-4 indiquent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche II ; 2. vue latérale côté droit. Les parties de la glande se trouvant sur un deuxième plan ne sont pas représentées. La veine jugulaire inférieure (vji), bien que située sur le premier plan, est dessinée en partie en pointillé pour que les organes sous-jacents puissent être représentés plus clairement.

en contact avec les veines jugulaires inférieures ; que celles-ci se mettent en communication avec les artères hyoïdiennes efférentes, à un niveau situé à une quarantaine de µm en avant de celui de la jeune glande.

Cinquième stade

La thyroïde est constituée de deux amas cellulaires indépendants placés de part et d'autre du plan de symétrie ; courts, trapus, creusés de deux cavités, chacun a l'aspect de deux follicules juxtaposés, l'un antérieur, l'autre postérieur.

5. — *Larve de 12 jours et 10 heures*

De longueur totale de 8,6 mm, cette larve présente une thyroïde dont la constitution, pour la première fois bilatérale, est le point de départ de l'évolution de la glande tendant

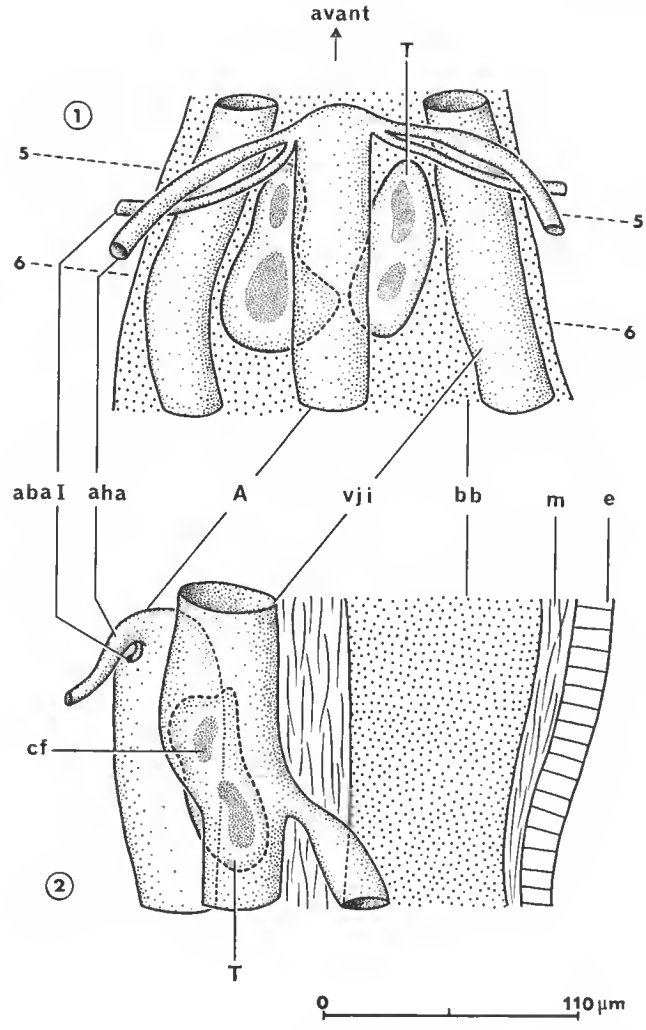

Fig. 4. — Larve n° 5 (12 jours et 10 heures).
Reconstruction graphique à partir de coupes transversales montrant la constitution bipartite pour la première fois de la thyroïde, ainsi que ses relations topographiques avec les organes voisins. Chacune des deux parties symétriques de la glande est formée de deux follicules, antérieur et postérieur.
1, vue ventrale ; les droites discontinues 5-5 et 6-6 indiquent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche II ; 2, vue latérale du lobe gauche.

vers la forme qu'elle revêt chez l'adulte. Annoncée par l'aspect de la thyroïde dans le stade précédent, la création d'une structure bilatérale est achevée actuellement. L'isthme qui réunissait, au-dessus de l'aorte ventrale, les deux parties vésiculaires symétriques de la glande, a disparu, les laissant isolées, indépendantes l'une de l'autre. Ayant proliféré en s'allongeant caudalement et rostralement, elles ont en même temps créé chacune une cloi-

son transversale, fractionnant leur cavité en deux. Ainsi, chacune d'elles a l'aspect de deux follicules juxtaposés, antérieur et postérieur, ou d'un cordon cellulaire court, trapu, plus large dans sa moitié postérieure qu'antérieure, creusé de deux cavités non communicantes et contenant une faible quantité de colloïde. Sur coupe transversale (pl. II, 5 et 6) on peut observer à ce stade, pour chaque partie vésiculaire, la section soit d'un follicule, soit d'un seul massif de cellules. Ces deux parties symétriques ont chacune une longueur totale de 85 µm (fig. 4), un diamètre maximum de section transversale d'une trentaine de µm, et sont allongées parallèlement en position dorso-latérale à l'aorte ventrale et à une petite distance d'elle. Leur bord antérieur se situe au niveau de la bifurcation hyoïdienne. De ces deux amas émanent des prolongements pleins en direction médiane, au-dessus de l'aorte ventrale, n'arrivant pas à se joindre entre eux. Ce sont les restes de la plaque cellulaire qui, au stade précédent, réunissait les structures vésiculaires qui ont donné naissance à ces amas. A la surface de ces derniers et dans leur moitié postérieure, plus volumineuse, il existe de rares petits bourgeons cellulaires qui, à des stades ultérieurs, créeront de nouvelles structures vésiculaires secondaires. Les cavités creusées dans les amas, plus longues que larges, sont inégales ; elles contiennent de faibles quantités de colloïde spumeuse. Les cellules des éléments thyroïdiens ont les mêmes caractéristiques cytologiques que précédemment.

Les veines jugulaires inférieures ont leurs parois, du côté médian, juxtaposées aux bords des éléments thyroïdiens dans la partie antérieure de ceux-ci mais sans être en contact intime avec eux.

Sixième stade

La thyroïde est composée de deux amas cellulaires courts, trapus, symétriques ; chacun d'eux comporte 2 à 3 cavités et sa portion postérieure, plus large, donne naissance par bifurcation ou par bourgeonnement à 1 à 3 massifs cellulaires contenant ou non des cavités.

6. — *Larve de 13 jours et 19 heures*

Elle a une longueur totale de 9,4 mm. Sa thyroïde (fig. 5), ressemblant à celle du stade précédent, présente un début de différenciation tendant vers la forme multivésiculaire par création de follicules secondaires. Chacun de ses deux amas cellulaires a une longueur de 110 µm et un diamètre maximum de section transversale de 35 µm. Ils sont disposés de part et d'autre du plan sagittal, leur plus grande dimension parallèlement à l'aorte ventrale, dorsalement et à une certaine distance d'elle (pl. II, 7 et 8). Ils se trouvent beaucoup plus éloignés de celle-ci et entre eux, que ne l'étaient ceux de la thyroïde du précédent stade. Leurs extrémités antérieures se situent juste en arrière du niveau de la bifurcation hyoïdienne. Chacun, comportant 2 à 3 cavités contenant de la colloïde spumeuse, a sa partie antérieure moins volumineuse que la postérieure. Cette dernière présente un nombre limité (jusqu'à 3) de courtes digitations ou d'excroissances, creusées ou non de lumières. Ainsi, on peut observer sur une coupe transversale d'un amas, suivant le niveau, d'une part la section d'un grand follicule ou d'un grand massif de cellules correspondant au corps de l'amas lui-même, et d'autre part celle d'un ou deux petits groupes cellulaires (comportant, éventuellement, de petites cavités) correspondant aux digitations ou proliférations. Ces

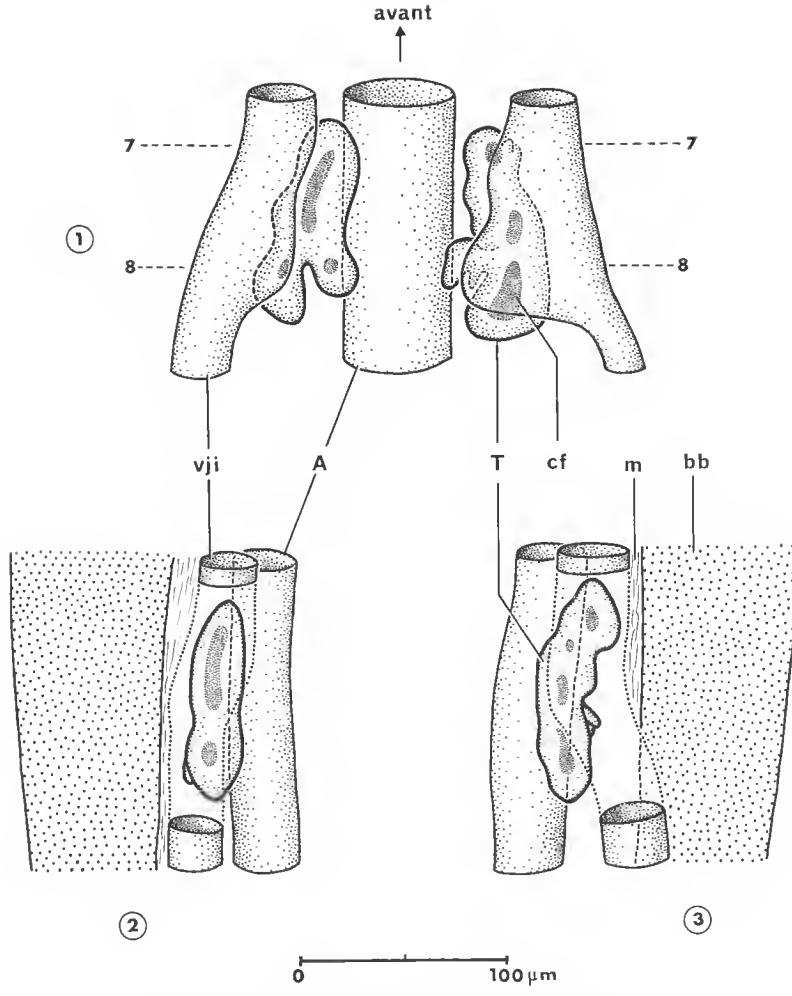

Fig. 5. — Larve n° 6 (13 jours et 19 heures).

Reconstruction graphique de la région thyroïdienne à partir de coupes transversales. La thyroïde (T) bilobée manifeste pour la première fois un début de complication de sa forme. La partie postérieure, plus large, de chacun des lobes présente de simples expansions en nombre limité (maximum 3) tandis que la partie antérieure est un amas unique (l'amas principal). Le nombre des cavités folliculaires dans chaque lobe est également restreint (jusqu'à 3).

1, vue dorsale ; remarquer l'élargissement, en forme de poche, en direction médiane des veines jugulaires inférieures (vji), dans la région de la moitié postérieure des lobes où ces derniers ont créé des expansions-digitations ; les droites discontinues 7-7 et 8-8 indiquent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche II ; 2, vue latérale du lobe gauche ; 3, vue latérale du lobe droit. En 2 et 3 la veine jugulaire inférieure a été dessinée en partie en pointillé pour pouvoir représenter les structures sous-jacentes plus clairement. Les structures glandulaires se trouvant sur un second plan ne sont pas dessinées.

structures sont jointives ou très voisines entre elles et en continuité avec le corps de l'amas principal. Les caractéristiques cytologiques mentionnées antérieurement sont également valables pour les cellules de la thyroïde de cette larve.

C'est à ce stade que la vascularisation réelle de la toute jeune glande débute par deux faits importants :

1. — Des relations de contact commencent à s'établir entre les éléments thyroïdiens et les veines jugulaires inférieures. Elles s'amplifient davantage en direction médiane, au niveau de la moitié postérieure, plus volumineuse, de l'amas glandulaire correspondant. Leurs parois s'insinuent profondément parmi les structures de ce dernier (digitations et excroissances) dont elles épousent étroitement les bords. Ainsi, le contact intime des deux organes étant amorcé, la surface de leur apposition permettant les échanges mutuels augmentera de stade en stade.

2. — Les artères thyroïdiennes sont installées comme de courtes branches bien définies des artères hyoïdiennes efférentes [1]. Ces dernières, émanant des artères efférentes des branchies externes, cheminent le long de l'arc hyomandibulaire en s'approchant progressivement du plan médian. Peu avant d'atteindre, de l'arrière, le niveau de la thyroïde, elles se courbent légèrement vers le haut, puis, en se mettant à la longitudinale, continuent rostralement en suivant les bords latéro-ventraux externes des muscles branchio-mandibulaires. C'est dans la région de cette courbure que les artères thyroïdiennes prennent naissance. Elles contournent latéralement les muscles branchio-mandibulaires et, en se dirigeant dorsalement et vers le plan médian, se jettent dans la partie élargie de la veine jugulaire inférieure correspondante, impliquée dans l'irrigation de la glande.

On assiste donc, à ce stade, à l'accomplissement de deux faits significatifs pour la morphogenèse de la thyroïde : la première évolution-complication de sa structure par la création, en nombre limité (2-3), de nouveaux massifs cellulaires pouvant prendre l'aspect de petits follicules ; le début de l'installation d'une réelle vascularisation par l'établissement des régions d'apposition étroite entre les parois des veines jugulaires inférieures et la surface des éléments glandulaires et par l'achèvement de la mise en place des artères thyroïdiennes.

Septième stade

La thyroïde est formée de deux lobes symétriques ; chacun est composé d'un amas cellulaire principal comportant 2 à 3 cavités et de 4 à 6 massifs secondaires, attenant à l'amas principal, plus petits, creusés presque tous de cavités de faibles dimensions.

7. — *Larve de 16 jours et 17 heures*

La description de ce stade, ressemblant au précédent, se justifie par le fait que la notion des amas cellulaires principaux, décrits jusqu'à présent, tend pour la première fois à disparaître. En effet, leur prolifération par bourgeonnements, bifurcations, cloisonnements, en disloque pratiquement la forme.

1. J'ai signalé plus haut (lors de la description de la larve de 11 jours et 10 heures n°4 b) le début de l'apparition des artères thyroïdiennes sous forme de ramifications peu précises, mettant en communication les artères hyoïdiennes efférentes avec les veines jugulaires inférieures.

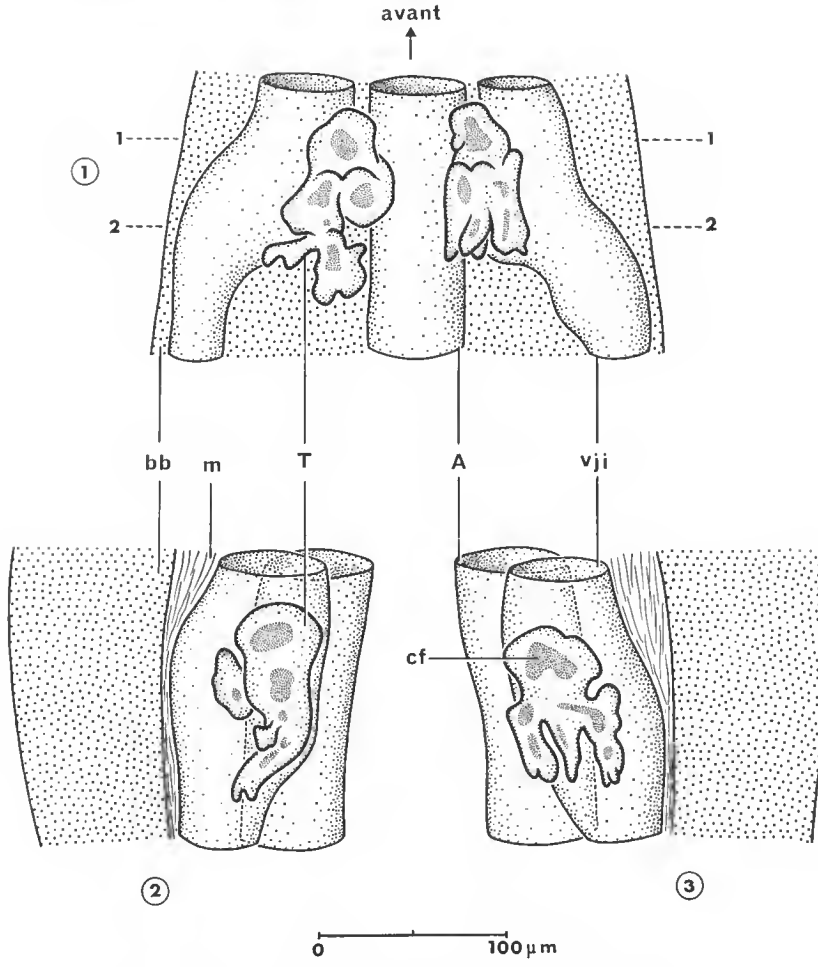

Fig. 6. — Larve n° 7 (16 jours et 17 heures).

Reconstruction graphique à partir de coupes transversales représentant la forme générale des lobes de la thyroïde (T) et leurs relations topographiques avec l'aorte ventrale (A) et les veines jugulaires inférieures (vji). Les cavités folliculaires se trouvant sur un second plan ont été omises pour éviter des confusions.

1, vue dorsale ; le basibranchial (bb), bien que situé sur le premier plan, a été représenté par ses limites et par un gros pointillé, comme s'il était sous-jacent, pour obtenir une plus claire configuration des autres organes ; les droites discontinues 1-1 et 2-2 indiquent le niveau des coupes correspondantes de la planche III ; 2, vue latérale du lobe gauche ; 3, vue latérale du lobe droit. En 2 et 3, les lobes sont représentés comme s'ils se trouvaient sur le premier plan ; en réalité, ils sont situés au second plan, entre la veine jugulaire inférieure en avant et l'aorte ventrale en arrière.

La longueur totale de la larve est de 11,1 mm. Les deux lobes thyroïdiens (pl. III, 1 et 2), situés de part et d'autre du plan sagittal, sont allongés sous le basibranchial, parallèlement, près de et dorsalement à l'aorte ventrale ; leur extrémité antérieure se trouve

peu en arrière du niveau de la bifurcation hyoïdienne. Chacun, d'une longueur légèrement inférieure à celle des lobes du stade précédent, s'inscrit dans un parallélépipède de 60 µm sur 60 µm et 105 µm de long, représentant une masse cellulaire acerne. La reconstruction graphique (fig. 6) montre que sa structure, plus complexe que précédemment, est faite :

— d'un amas principal, au sein duquel existent 2 à 3 cavités contenant de faibles quantités de colloïde ; situé dans la portion antérieure du lobe, il constitue la moitié environ de la masse de ce dernier et représente les restes de l'amas principal du stade précédent ;

— d'un nombre restreint (4 à 6) de massifs cellulaires secondaires, attenant à l'amas principal, créés par lui à la suite de bourgeonnements et de bifurcations. La plupart d'entre eux se trouvent dans la région postérieure du lobe, alors que certains, plus petits, peuvent exister dans sa portion antérieure. De taille et de longueur variées, ils comportent presque tous de petites cavités contenant parfois de la colloïde.

Une coupe transversale dans la région antérieure du lobe présente la section de l'amas principal (avec ou sans cavité) et, éventuellement, celle de quelques petits massifs cellulaires secondaires (pl. III, 1), alors qu'une coupe dans sa région postérieure (pl. III, 2) comporte uniquement la section de plusieurs de ces massifs plus ou moins volumineux.

A la surface des structures décrites ci-dessus on peut observer également quelques rares digitations fines, constituées d'une ou deux cellules, témoins d'une activité de prolifération. Les caractères cytologiques, signalés précédemment, existent dans les cellules des éléments glandulaires décrits, mais il faut noter que les plaquettes vitellines sont devenues rares (5 à 6 pour toute la glande) et font défaut dans les digitations observées à la surface des structures décrites.

En ce qui concerne la vascularisation, chaque veine jugulaire inférieure s'est élargie en direction médiane, sur une plus grande étendue, en formant une poche distincte concernant toute la longueur du lobe correspondant. La paroi de cette poche, en émettant de fines expansions et de longues digitations, s'insinue profondément entre les éléments thyroïdiens et les enveloppe presque totalement. Cet état de choses est accentué dans la région postérieure de chaque lobe où la fragmentation de la masse glandulaire est plus poussée.

Huitième stade

Chacun des deux lobes symétriques thyroïdiens comporte un nombre plus ou moins grand de massifs ou de cordons cellulaires courts, s'anastomosant, creusés de cavités contenant de la colloïde.

8a. — *Larve de 18 jours et 18 heures*

Elle a une longueur totale de 12,1 mm. Les deux lobes de sa thyroïde ont conservé la même position par rapport à l'aorte ventrale, la bifurcation hyoïdienne et le basibranchial. Leur volume s'est peu accru (longueur 115 µm, largeur 70 µm, hauteur 55 µm). Leur forme s'est différenciée davantage, tendant vers celle de la thyroïde de l'adulte ; la prolifération par bourgeonnements et par bifurcations s'est étendue, non seulement dans leur moitié postérieure, comme précédemment, mais aussi dans leur région antérieure (pl. III, 3 et 4). Ceci a eu pour conséquence le morcellement et l'expansion de la masse glandulaire et la création, dans cette moitié également, de massifs cellulaires plus ou moins allongés. Certains comportent des cavités, dont les plus volumineuses contiennent de faibles quantités

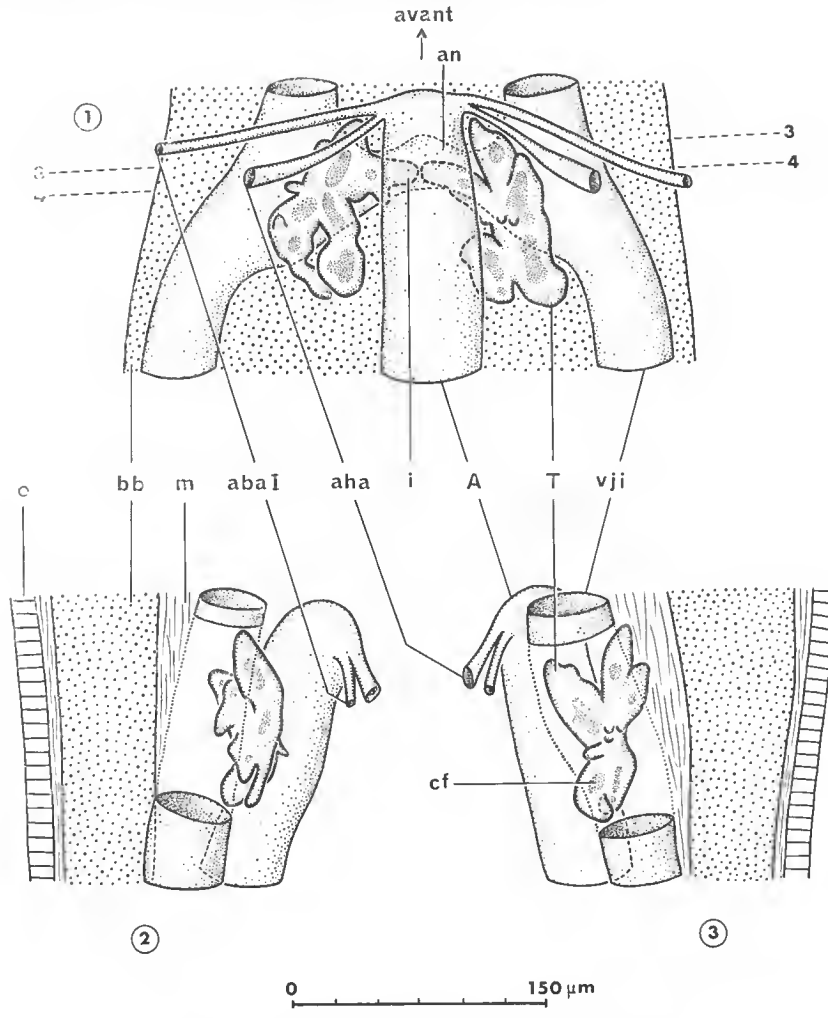

Fig. 7. — Larve n° 8a (18 jours et 18 heures).

Reconstruction graphique de la région sous le basibranchial à partir de coupes transversales. Elle illustre la forme d'ensemble de la thyroïde (T) et, en relation avec elle, la disposition des veines jugulaires inférieures (vji), de l'aorte ventrale (A) et de ses premières ramifications. Les cavités folliculaires, se trouvant sur un deuxième plan, n'y sont pas représentées, pour éviter des superpositions préjudiciables à l'interprétation.

1, vue ventrale ; chacun des deux lobes est formé d'une partie centrale relativement compacte (reste progressivement limité de l'amas principal) à partir de laquelle émanent 3 à 4 expansions vers l'avant et autant vers l'arrière, toutes comportant des cavités folliculaires (cf). Les deux veines jugulaires inférieures (vji) symétriques communiquent au-dessus de l'aorte ventrale par une anastomose (an) relativement large — au niveau de laquelle s'installent des éléments thyroïdiens constituant un isthme (i) ; les droites discontinues 3-3 et 4-4 indiquent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche III ; 2, vue latérale du lobe gauche ; 3, vue latérale du lobe droit. En 2 et 3 une partie de la veine jugulaire inférieure (vji) est représentée par un simple pointillé pour assurer une plus claire représentation des autres organes sous-jacents.

de colloïde. Tous ces éléments sont contigus et s'anastomosent, constituant par endroits des massifs plus importants. Sur une coupe transversale, on peut ainsi trouver la section de plusieurs (jusqu'à 4) de ces éléments qui ont l'aspect de follicules ou de massifs cellulaires, soit isolés, soit reliés entre eux. La reconstruction graphique (fig. 7) révèle que la plus grande partie compacte de la masse glandulaire est localisée dans la région moyenne de chaque lobe, et qu'à partir de cette portion compacte prennent naissance les expansions postérieures (3 à 4) et antérieures (3 à 4). Il existe aussi, à des niveaux divers de chaque lobe, un petit nombre de bourgeons cellulaires de volume restreint. La chromophilie ainsi que la présence de granulations pigmentaires continuent à caractériser les cellules thyroïdiennes ; les plaquettes vitellines sont rares (2 à 3 pour l'ensemble de la glande).

Les veines jugulaires inférieures s'élargissent davantage en direction médiane ; on peut même observer entre elles, chez certains individus, au-dessus de l'aorte ventrale, une anastomose transversale où des éléments glandulaires s'installent, constituant ainsi un isthme reliant les deux lobes (pl. III, 3 et 4). On ne trouve pas de ces éléments hors du trajet vasculaire ; il semble que celui-ci détermine l'étendue et la forme de la thyroïde d'un individu. Les parois de chaque veine jugulaire, localement élargie en poche, s'insinuent plus profondément parmi les éléments glandulaires et en épousent étroitement la surface, tant dans la région postérieure qu'antérieure de chaque lobe.

8b. — *Larve de 29 jours et 18 heures*

Elle a une longueur totale de 17,2 mm. Sa thyroïde ressemble, par certaines caractéristiques de type larvaire, à celle de la larve précédente, mais elle en diffère par d'autres qui la rapprochent de celle de l'adulte. Examinons-en la localisation, la taille, la forme et la structure, en les comparant avec celles des glandes des stades antérieurs et ultérieur.

Chacun de ses deux lobes (pl. III, 5 et 6) est situé, comme chez les individus plus jeunes et chez l'adulte, de part et d'autre du plan de symétrie, dans la région sous le basibranchial ; il s'étend à partir du niveau de la bifurcation hyoïdienne vers l'arrière, comme chez les larves décrites, mais il présente une tendance à l'expansion vers l'avant ; ceci est matérialisé par le fait qu'une petite partie de l'extrémité rostrale de chaque lobe se trouve en avant de ce niveau de la bifurcation hyoïdienne. Chez l'adulte, par contre, une grande partie de la glande (jusqu'à la moitié) se situe en avant de cette bifurcation. Certaines des régions de la thyroïde sont peu éloignées de l'aorte ventrale, voire en contact avec elle, alors que chez l'adulte l'ensemble de la glande est beaucoup plus proche du basibranchial.

Chaque lobe s'inscrit dans un parallélépipède de 225 µm de long, 160 µm de large, 75 µm de haut (fig. 8). Le rapport hauteur sur longueur est plus faible (1/3) que pour la glande de la larve précédente (11/23) mais plus élevé que chez l'adulte, ce qui signifie que la jeune thyroïde, étant trapue, s'allonge de stade en stade plus qu'elle ne s'épaissit. D'autre part, le rapport longueur de la glande sur longueur totale de l'individu est supérieur (0,013) à celui de la larve précédente (0,0095) et inférieur à celui de l'adulte, ce qui explique que la thyroïde d'un individu s'allonge plus rapidement que son corps.

En ce qui concerne sa structure, chaque lobe, bien que plus long que chez la larve précédente, continue à être trapu. La plus grande quantité de sa masse se trouve dans sa région moyenne, les proliférations antérieures et postérieures n'en représentant qu'une portion relativement limitée. Les amas cellulaires compacts, non réduits encore en petits

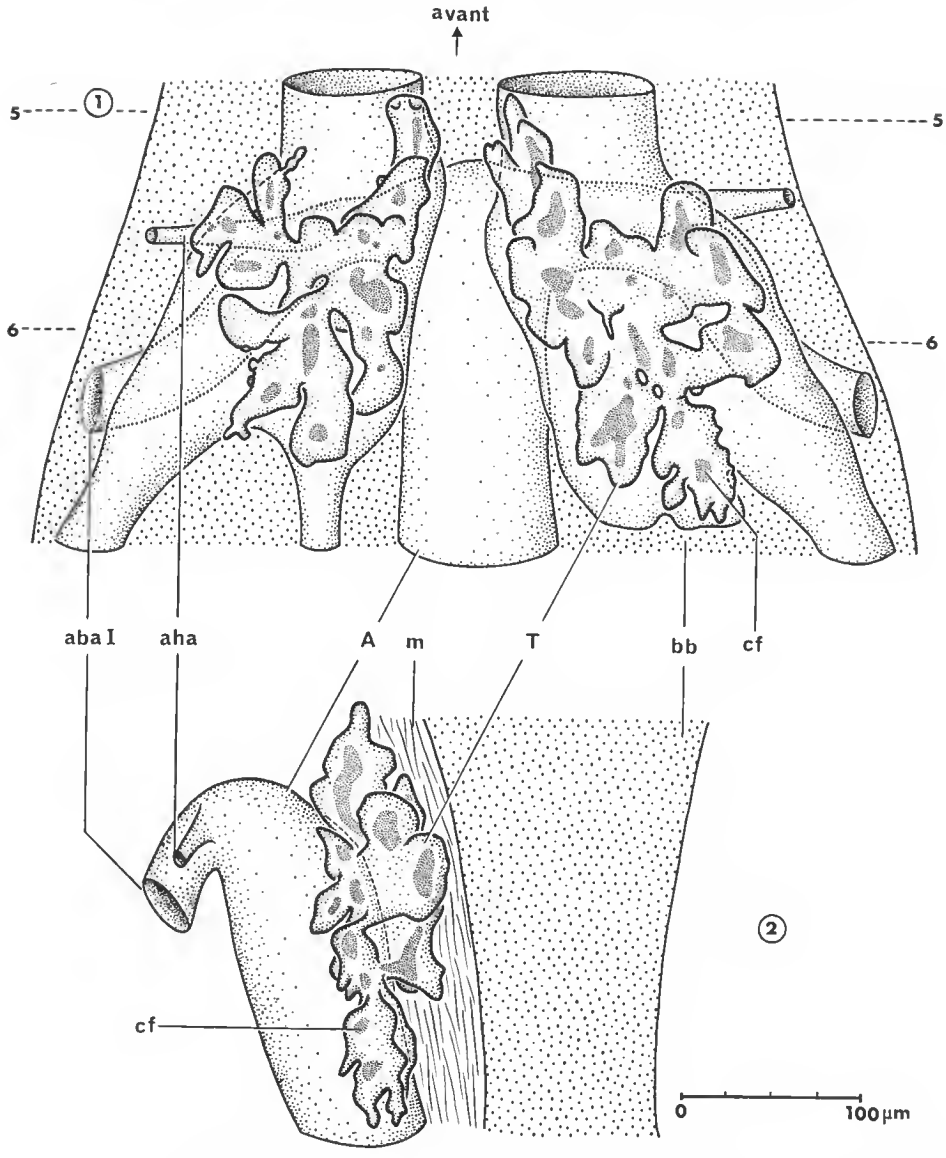

Fig. 8. — Larve n° 8b (29 jours et 18 heures).

Reconstruction graphique de la thyroïde et des principaux vaisseaux qui l'entourent à partir de coupes transversales. La forme générale des lobes (T) est nettement plus complexe que précédemment, ce qui les fait ressembler davantage à ceux de l'adulte. Chacun d'eux comporte un grand nombre d'expansions-digitations dirigées dans tous les sens et de très nombreuses cavités folliculaires (cf). Parmi ces dernières, celles qui se trouvent sur un second plan ont été omises, pour éviter des confusions.

1, vue dorsale ; le basibranchial (bb), bien que situé sur le premier plan, a été représenté par ses limites et par un gros pointillé, comme s'il était sous-jacent, pour obtenir une plus claire configuration des autres organes ; les droites discontinues 5-5 et 6-6 désignent l'emplacement des coupes correspondantes de la planche III ; 2, vue latérale du lobe droit ; la veine jugulaire inférieure (vji) a été omise à dessein pour obtenir une représentation plus claire de la thyroïde.

bourgeons, massifs ou vésicules, sont, proportionnellement à la masse totale glandulaire, moins nombreux et moins étendus que chez les plus jeunes larves, quoique plus importants que chez l'adulte. De ce fait, la veine jugulaire inférieure correspondante, ne rencontrant pas une masse glandulaire finement morcelée, présente, au niveau de la thyroïde, davantage de parties lacunaires et moins de digitations-expansions ténues entre les éléments glandulaires que chez l'adulte. Ceci, sur coupes histologiques transversales par exemple, se manifeste par la présence, chez cette larve, de lacunes vasculaires plus nombreuses et plus étendues, et de sections de fines expansions vasculaires moins nombreuses que chez l'adulte. Cela signifie que la thyroïde, proportionnellement moins morcelée et déployée que chez l'adulte, est aussi moins bien vascularisée.

Malgré sa très petite taille par rapport à celle des individus mûrs, cette larve a prati-

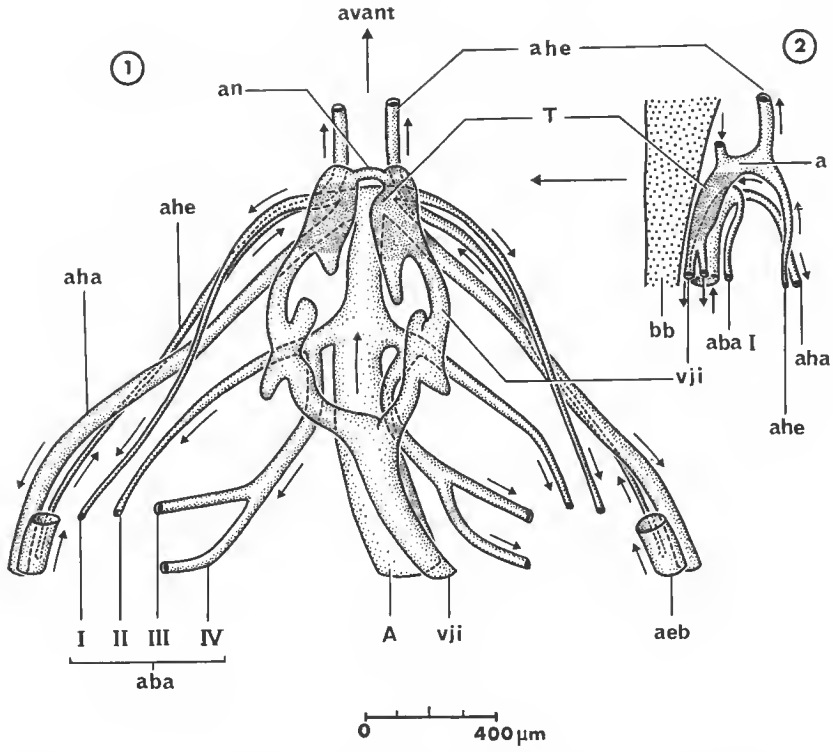

Fig. 9. — Larve n° 8b (29 jours et 18 heures) (la même que figure 8).
Reconstruction graphique à partir de coupes transversales des principaux vaisseaux de la mâchoire inférieure montrant l'emplacement de la thyroïde (T) et son irrigation. Chaque lobe glandulaire semble être placé dans la lumière de la veine jugulaire inférieure (vji) correspondante élargie localement. L'artère thyroïdienne (a) est une large branche se rendant dans la veine jugulaire inférieure à partir de l'artère hyoïdienne efférente (ahe). Cette dernière émane de l'artère efférente des branchies externes (aeb). La zone que les éléments glandulaires de chaque lobe occupent dans la région où la veine jugulaire inférieure correspondante s'élargit est indiquée par un pointillé plus serré.
1, vue dorsale ; le basibranchial n'a pas été représenté afin de ne pas nuire à la clarté de l'interprétation ; 2, vue latérale. La flèche perpendiculaire à l'axe de la reconstruction désigne les limites rostrales des lobes en 1 et 2. Les autres flèches montrent le sens de la circulation dans les vaisseaux.

quement achevé son évolution somatique, mais les branchies externes, caractères larvaires par excellence, resteront encore pendant longtemps fonctionnelles. L'étude, par exemple, du système circulatoire dans la tête en général et dans la mâchoire inférieure en particulier montre que toutes les veines et artères sont en place (fig. 9) ; on n'y décèle, en réalité, aucune différence significative avec l'anatomie d'adulte, si ce n'est les conséquences de l'atrophie et l'élimination des branchies externes.

Dans cette ultime forme larvaire de la glande, on assiste :

— à la fragmentation, au déploiement et à la complication de l'architecture de plus en plus poussés de la masse thyroïdienne en général (régions antérieure et postérieure) ; la progression de cette complication de structure va de pair avec l'intensification relative de l'irrigation des éléments glandulaires ;

— à une tendance d'expansion rostrale de la thyroïde, dont une faible portion se trouve en avant du niveau de la bifurcation hyoïdienne.

Neuvième stade : thyroïde de l'adulte

Bien que ce stade d'évolution de la glande ait fait l'objet d'une précédente publication (Thomopoulos, 1951), je dois reprendre ici brièvement sa description pour compléter l'exposé d'ensemble sur son développement, examiner et replacer certains points dans un contexte plus général.

On peut trouver ces forme et structure définitives de la thyroïde, non seulement chez l'adulte, mais aussi chez des individus larvaires, comportant des branchies externes, mais dont l'organisation somatique a été accomplie (même à partir d'une longueur totale de 46 mm).

La glande bilobée du stade précédent, à la suite des fragmentations et des déploiements continus de sa masse, a acquis une structure interne de plus en plus complexe et des dimensions absolues, et même relatives, de plus en plus grandes. Sa longueur, pour ne citer que celle-ci, est supérieure au 1/65e de la longueur totale de l'animal, alors que chez les larves décrites antérieurement ce rapport était nettement inférieur. Il est à signaler pourtant que, parmi les individus examinés de ce même stade, le rapport longueur de la thyroïde sur longueur totale de l'animal est moins élevé chez les plus âgés ; par exemple, pour une larve de 46 mm de long, le rapport est de 1/50e alors qu'il devient 1/63e pour un individu adulte de 136 mm de long.

Chacun des deux lobes (pl. III, 7 et 8) a la forme approximative d'une plaque ovalaire souple, pouvant atteindre plus de 2 300 µm de long, 1 200 µm de large et 400 µm d'épaisseur. Disposés de part et d'autre du plan sagittal, isolés ou reliés dans leurs régions antérieures par un ou deux isthmes, ils sont allongés sous le basibranchial dont ils épousent, à faible distance, la surface ventro-latérale. Étant inclinés, ils ont leur bord médial éloigné de la surface inférieure du basibranchial et plus ventral que leur bord latéral. Près de ce dernier, la plaque représentant chaque lobe est moins épaisse que près du bord médial. Placés dorso-latéralement par rapport à l'aorte ventrale, ils ont une partie de leur longueur (au plus la moitié) en avant du niveau de la bifurcation hyoïdienne. Ainsi, ils sont côtoyés ventralement par les muscles sternohyoïdiens et interarculaires. Vers leur bord rostral et parfois caudal, on peut rencontrer des éléments thyroïdiens relativement éloignés et apparemment, sur coupes transversales, isolés et indépendants. En réalité, ils se trouvent en

relation avec de courtes ramifications de la poche de la veine jugulaire inférieure correspondante, et ils sont en continuité avec les lobes, comme cela se vérifie par une étude plus approfondie.

Le premier examen microscopique de chaque lobe pourrait faire croire que les éléments glandulaires se trouvent disséminés, plus ou moins isolés, à l'intérieur de la lumière de la veine jugulaire inférieure correspondante, élargie localement, mais la reconstruction graphique montre que ces éléments, follicules et massifs cellulaires, sont disposés en chapelets, s'anastomosant et formant un réseau plus ou moins lâche, suivant les régions envisagées de chaque lobe ; que les mailles de ce réseau, plus ou moins petites, sont occupées par des ramifications, digitations, parfois de très petit calibre, de la veine jugulaire inférieure correspondante ; que les parois de ces expansions vasculaires épousent étroitement la surface des éléments thyroïdiens.

Ainsi composé, l'ensemble de chaque lobe a une structure spongieuse ; il est recouvert, chez les individus adultes les plus âgés, d'une mince enveloppe conjonctive lui donnant l'aspect d'une glande compacte, bilobée, rappelant quelque peu celle des Vertébrés supérieurs. Dans ce réseau, les massifs cellulaires ne comportant pas de cavités sont rares. Les follicules sont, pour la plupart, sphéroïdes ou en forme de sac tourmenté avec des parois présentant des replis et des boursouflures. Dans ce dernier cas ils sont plus volumineux. En général, ils sont plus proches les uns des autres dans la région moyenne et médiale de chaque lobe où les ramifications vasculaires, s'interposant entre les follicules, sont les plus fines et où la structure de la glande ressemble davantage à celle de la thyroïde des Vertébrés supérieurs. En revanche, dans les régions marginales antérieure, postérieure et latérale, ils sont plus espacés et les vaisseaux qui s'y interposent deviennent de plus en plus volumineux et lacunaires. Les follicules ont un épithélium cubique ou aplati, et contiennent pratiquement tous de la colloïde. Chez certains, elle est homogène et plus chromophile et chez d'autres finement granulaire et moins chromophile. Partout, on trouve de nombreuses vacuoles de résorption. Dans la colloïde de certains follicules, il existe des noyaux isolés d'aspect plus ou moins pycnotique, ou des restes nucléés de cellules ; on les rencontre plus nombreux chez les individus plus âgés.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Formation et individualisation de l'ébauche thyroïdienne

Dans ce paragraphe, nous envisageons les questions ayant trait aux trois premières formes que revêt l'ébauche thyroïdienne : compacte prévésiculaire ; vésiculaire pédiculée ; vésiculaire non pédiculée, indépendante. Elles se succèdent en cinq jours, du cinquième au neuvième inclus.

La thyroïde de *Polypterus*, bien que bilatérale, prend naissance à partir d'une ébauche unique, impaire et médiane. Celle-ci se forme chez la larve pendant le cinquième jour après la fécondation de l'œuf, sous l'aspect d'un amas cellulaire plein, différencié au sein du plancher pharyngien et situé au même niveau antéro-postérieur que la fente hyobranchiale, juste rostralement à la bifurcation hyoïdienne de l'aorte ventrale (fig. 1 ; pl. I, 1).

A cet âge, la plaque cellulaire bistratifiée constituant le pharynx, dans la région du

cœur antérieur, se trouve en contact avec la lame péricardique sous-jacente ; de ce fait, l'ébauche thyroïdienne elle-même repose directement sur cette lame.

Quelques heures après son apparition, l'amas cellulaire de l'ébauche, évoluant sur place, s'organise en structure prévésiculaire (noyaux disposés à sa périphérie, autour d'une plage cytoplasmique claire ne contenant pas de cavité). Cet état dure tant que cet amas se trouve au sein de l'épithélium du plancher pharyngien originel (pl. 1, 2).

Pendant les sixième et septième jours après la fécondation (pl. 1, 3, 4 et 5), on constate que l'ébauche présente les phénomènes évolutifs simultanés suivants :

1. Tout en conservant pratiquement les mêmes dimensions, elle migre obliquement et progressivement vers le bas et vers l'arrière, en s'éloignant du plancher pharyngien et en se plaçant finalement entre celui-ci et la lame péricardique. Il faut noter que cette migration est devenue possible du fait que, entre-temps, les deux lames (péricardique et pharyngienne) se sont éloignées progressivement à la suite de l'interposition de couches mésenchymateuses de plus en plus épaisses. Malgré sa migration, l'ébauche se situe toujours en avant du niveau de la bifurcation hyoïdienne de l'aorte ventrale.

2. Elle est reliée pendant tout ce laps de temps au lieu de son origine, au moyen d'un pédicule, cordon cellulaire pouvant atteindre progressivement une longueur égale aux deux tiers du diamètre de l'ébauche elle-même.

3. Elle se creuse de petites cavités, puis d'une cavité plus grande, irrégulière, et elle prend ainsi la forme d'une vésicule rudimentaire, sans contenir toutefois de la colloïde.

Le huitième jour marque un tournant décisif dans l'évolution de l'amas cellulaire (ébauche proprement dite).

Au début, n'ayant pratiquement pas augmenté de volume et conservant l'aspect vésiculaire primitif sans colloïde, il migre davantage vers l'arrière et vers le bas et rompt ses liens avec le pédicule qui, maintenant, est plus long que le diamètre de l'ébauche proprement dite et plus fin qu'auparavant (pl. 1, 6, 7 et 8).

Puis, il revêt l'aspect d'une vésicule plus volumineuse (diamètre augmenté de moitié) et plus évoluée, mais pas encore typiquement thyroïdienne ; il présente les premiers indices d'une activité sécrétoire (faible quantité de colloïde intracavitaire et de granulations intracellulaires) (pl. 1, 9).

Il semble avoir migré dorso-caudalement pour se placer au-dessus et contre le confluent des artères hyoïdiennes et de l'aorte ventrale. Le pédicule disparaît complètement pendant cette phase terminale.

Finalement, le neuvième jour, le tournant de l'évolution de l'ébauche proprement dite, amorcé la veille, s'achève pour aboutir à une vésicule thyroïdienne typique, complètement indépendante, *le follicule initial*, de même volume que précédemment, contenant de la colloïde intracavitaire spumeuse (pl. 1, 10) ; au terme d'une migration poursuivie dorso-caudalement, cette vésicule se trouve entre le basibranchial et l'aorte ventrale, peu en arrière du niveau de la bifurcation hyoïdienne.

Pendant cette première période de la morphogenèse de la thyroïde ont été posées les fondations morphologiques et physiologiques de l'organe glandulaire : d'une part, création de la première unité morphologique (follicule typique) et début d'élaboration et de stockage du produit de sécrétion (colloïde) ; d'autre part, début de mise en place des vaisseaux afférents et efférents d'irrigation de la glande, contribuant à la synthèse du produit de sécrétion et se chargeant de sa diffusion.

Forme, constitution et localisation de l'ébauche

La nature compacte, unique, impaire de l'ébauche thyroïdienne chez *Polypterus* est conforme à ce qu'on a déjà observé chez d'autres Ostéïchthyens (Greil, 1906, chez le Dipneuste *Ceratodus* ; Hill, 1935, chez l'Holostéen *Amia* ; chez les Téléostéens : Hoar, 1939, pour le Saumon, Thomopoulos, 1949, pour la Truite, Thomopoulos, 1950, pour *Gymnarchus*). Il semble que cette constatation ait une portée plus étendue pour les Poissons en général (Norris, 1918*a*, chez les Sélaciens), pour les Batraciens (Platt, 1896 ; Sanders, 1935 ; Dent, 1942) et pour les Cyclostomes [1] qui ont tous donné lieu à cet égard à des observations comparables. Par contre, la conception de Maurer (1886), partagée par Gudernatsh (1911), d'une ébauche thyroïdienne chez les Téléostéens sous forme d'évagination creuse, ne doit pas correspondre aux faits (Thomopoulos, 1949).

Le lieu de l'apparition de l'ébauche, juste rostralement à la bifurcation hyoïdienne de l'aorte ventrale, correspond à l'emplacement décrit chez plusieurs Ostéïchthyens (*Ceratodus*, *Amia*, Saumon, Truite, *Gymnarchus*). Ce niveau chez *Polypterus* coïncide avec celui des fentes hyobranchiales, comme c'est le cas pour la plupart des espèces citées ci-dessus. Il en est de même chez les Urodèles (Sanders, 1935). Mais chez les Sélaciens, Norris (1918*a*) localise l'ébauche thyroïdienne plus en arrière, entre les niveaux des première et deuxième paires de poches branchiales.

Il se peut, pour une espèce donnée, que l'on relève entre auteurs des différences de niveau de l'apparition de l'ébauche thyroïdienne par rapport aux poches ou aux arcs branchiaux. On peut imputer cela à des erreurs d'estimation, dues à une éventuelle obliquité des coupes (par exemple transversales). Mais pour des espèces variées, ces différences du lieu de naissance de l'ébauche peuvent être attribuées à des variations d'anatomie locale des structures en pleine évolution. Ceci semble être d'autant plus plausible que les auteurs, pour les Ostéïchthyens, préfèrent utiliser comme repère de niveau plutôt le confluent des artères hyoïdiennes et de l'aorte ventrale. Les différences éventuelles de position de ce confluent au regard des poches, des fentes ou des arcs branchiaux, peuvent faire apparaître des discordances dans la description des faits à ce sujet.

Au moment de la naissance de l'ébauche thyroïdienne chez *Polypterus*, le pharynx est obturé et il se creuse ultérieurement, progressivement, de l'avant vers l'arrière, son percement s'accomplissant au cours de cette période. On a observé le même processus chez le Saumon (Hoar, 1939) et chez la Truite (Thomopoulos, 1949) mais chez *Polypterus* il semble être plus précoce. La création des cavités buccale et pharyngienne, malgré les indications les concernant données à l'occasion des études des dérivés de cette région, ne paraît

1. Stockard (1906) décrit chez *Bdellostoma stouti* une ébauche thyroïdienne constituée d'un cordon cellulaire allongé, en position médiane sous et en contact avec le plancher pharyngien dont il provient ; il s'étend sur toute la longueur de l'appareil branchial en commençant entre les première et deuxième poches branchiales. Cette forme allongée de l'ébauche est considérée par l'auteur comme un caractère primitif qui l'apparente à l'endostyle de l'*Amphioxus* et des Ascidies. Goldsmith (1948), tirant argument d'études morphologiques et expérimentales, trouve une relation phylogénétique entre les thyroïdes de tous les Chordés et une continuité progressive d'aspect, allant des formes simples (quelques follicules épars) aux plus complexes et perfectionnées (thyroïde compacte encapsulée des Vertébrés supérieurs). Pour Sage (1973), les éléments thyroïdiens dispersés des organismes primitifs ont donné naissance, lors de la phylogenèse, à une glande compacte, plus facilement contrôlable physiologiquement. C'est le trait commun de l'évolution des systèmes endocriniens (p. ex. des médullaire et corticale surrénaliennes ainsi que, dans une plus faible mesure, des îlots pancréatiques).

pas avoir été envisagée récemment dans l'ensemble et en détail bien que des travaux sur l'évolution du canal alimentaire aient été déjà réalisés (Verna, 1966). Chez les Sélaciens (Norris, 1918*a*) ainsi que chez les Batraciens (Platt, 1896 ; Sanders, 1935 ; Dent, 1942) et les Cyclostomes (Stockard, 1906) la cavité du pharynx est présente lors de l'apparition de l'ébauche thyroïdienne mais la plaque orale est pleine.

On ne peut faire aucun parallèle valable entre les diverses espèces en ce qui concerne l'âge absolu de la larve au moment de l'organisation de l'ébauche thyroïdienne ; chez *Polypterus* c'est le cinquième jour après la fécondation, chez la Truite le dix-septième jour et chez le Saumon la onzième semaine. Cet âge, lié à la température de l'eau dans laquelle s'effectue l'élevage, est d'autant plus jeune que la température est plus élevée, dans les limites acceptables d'un développement normal. D'autre part, la durée de l'évolution embryonnaire, de la fécondation à l'éclosion, est variable suivant les espèces envisagées, même si la température est identique ; par conséquent, pour un laps de temps donné, l'état évolutif de l'embryon d'une d'entre elles ne correspond pas forcément à celui d'une autre. Puis, les particularités du développement local de la région céphalique doivent influencer, conditionner et éventuellement induire le moment de l'organisation de l'ébauche thyroïdienne. Celle-ci, d'après les cas décrits chez les Ostéïchthyens, semble se former peu avant le début du percement du pharynx, quand l'aorte ventrale est en place et sa bifurcation en artères hyoïdiennes vient d'être réalisée. Il faut souligner qu'à ce moment et pendant un certain temps, le confluent de ces vaisseaux (aorte ventrale et artères hyoïdiennes) se trouve juste sous la lame pharyngienne et en contact avec elle en position médiane, aucun élément tissulaire ne s'interposant entre ces deux structures ; leur éloignement a lieu ultérieurement, après l'apparition de l'ébauche thyroïdienne. L'amas de celle-ci ne présente pas de cavité folliculaire, aussi longtemps qu'il se trouve au sein de l'épithélium du plancher pharyngien. La forme vésiculaire, rudimentaire au début pour aboutir progressivement à un follicule typique, débute avec la migration. Cette constatation chez *Polypterus* doit avoir un caractère plus général pour les Ostéïchtyens puisqu'elle est signalée aussi chez les autres espèces étudiées, citées ci-dessus.

De même, l'aspect prévésiculaire (disposition radiaire des noyaux autour d'une plage cytoplasmique claire) que revêt cet amas semble être un processus évolutif de l'ébauche assez fréquent chez les Ostéïchthyens, étant signalé aussi chez *Amia* (Hill, 1935), le Saumon (Hoar, 1939), la Truite (Thomopoulos, 1949).

La formation de la première cavité folliculaire thyroïdienne, d'après Bradway (1929) chez le Poulet, Uhlenauth et Karnes (1928, *in* Bradway) chez les Salamandres est due à la pression de la colloïde sécrétée. Mais chez *Polypterus*, la colloïde est absente au cours de ce développement ; la première cavité serait donc créée par simple retrait des pôles centraux des cellules disposées radiairement. Ceci est admis par Norris (1918*b*, *in* Bradway) pour l'Homme et doit se produire également chez *Amia* (Hill, 1935).

Le début de l'activité sécrétoire coïncide avec le moment de la disparition complète du pédicule, quand l'ébauche proprement dite, entièrement indépendante, réalise son premier accroissement de volume. Cette activité paraît être chez le Polyptère plus précoce que chez les autres Ostéïchthyens et Vertébrés inférieurs mais elle n'est pas unique puisqu'elle a été signalée aussi chez la Truite (Thomopoulos, 1949) où les premières traces de colloïde apparaissent dès la création de la forme vésiculaire ; ceci se produit quand l'amas de l'ébauche, éloigné du plancher pharyngien, se trouve en contact encore avec le péricarde. Chez *Amia*

(Hill, 1935) la colloïde est sécrétée plus tardivement, au moment où le follicule initial commence à se diviser en trois autres. De même, chez les Sélaciens (Norris, 1918*a*) la sécrétion débute quelques jours après que de nombreuses cavités folliculaires ont été formées simultanément dans le massif cellulaire de l'ébauche, peu après son détachement du lieu de son origine. Chez les Urodèles (Sanders, 1935) et les Oiseaux (Bradway, 1929) la colloïde a été trouvée après la division de l'ébauche unique, médiane, en deux masses latérales et la création de plusieurs jeunes vésicules, ce qui correspond à un stade encore moins précoce que celui de la thyroïde de *Polypterus*.

Des deux sortes d'inclusions dans les cellules glandulaires de *Polypterus* :

— les plaquettes vitellines, au fur et à mesure que l'ébauche se développe, disparaissent, mais moins rapidement que dans les autres cellules de l'organisme, ce qui indiquerait une différence de vitesse d'évolution (cette constatation a été faite également chez les autres Ostéichthyens, les Sélaciens et les Batraciens) ;

— les granulations pigmentaires, en quantité relativement importante, n'ont pas été signalées chez d'autres Poissons osseux. Mais chez les Sélaciens, Norris (1918*a*) les trouve en grand nombre, distribuées en plusieurs amas dans les cellules de l'ébauche, et il précise qu'elles décroissent brutalement au cours de la période qui suit le détachement de celle-ci du plancher pharyngien. Pendant cette même période, il a observé une activité mitotique dans les éléments glandulaires. Faut-il voir dans les granulations pigmentaires une accumulation de composés phénoliques (mélanines ? comme c'est le cas chez *Polypterus*) qui seraient utilisés dans la synthèse de polypeptides lors des fréquentes divisions cellulaires ?

Migration et pédiculisation

Le phénomène de l'éloignement progressif de l'ébauche du plancher pharyngien, condition nécessaire à son évolution, est général chez toutes les espèces décrites ; mais chez *Polypterus*, cette migration revêt un aspect particulier et singulier parmi les Ostéichthyens par le fait de la nette pédiculisation de l'ébauche, non observée chez les autres. Le pédicule chez *Polypterus* est un diverticule larvaire, temporaire, tandis que chez d'autres Vertébrés poïkilothermes il semble pouvoir devenir une structure permanente de la glande. Pour certains Sélaciens, chez l'embryon, l'ébauche thyroïdienne, au début de sa migration, est reliée au plancher pharyngien par un court pédicule (Norris, 1918*a*). Chez des individus plus âgés, Müller (1871) et Goodey (1910) ont constaté l'existence d'un prolongement antérieur et médian de la masse glandulaire qui la met, à des degrés variés, en connexion avec le pharynx ; ils l'ont considéré comme un canal thyréoglosse mais leur point de vue n'a pas été partagé par d'autres (Norris, 1918*a*). Chez le Batracien *Necturus* (Charipper, 1929 ; Sanders, 1935), l'ébauche thyroïdienne donne naissance très tôt à deux masses latérales symétriques et une médiane antérieure filiforme, existant chez l'adulte et pouvant être comparée à une sorte de pédicule persistant, rappelant le tractus thyréoglosse.

Shaner (1921) chez les Chéloniens et Dent (1942) chez le Batracien *Plethodon* ont décrit un processus de pédiculisation comparable à celui qui se produit chez *Polypterus* [1].

1. Chez le Poulet (Yoshikawa, 1930 ; Shain, Hilfer, Fonte, 1972) l'ébauche thyroïdienne, évagination creuse du plancher pharyngien, est en position médiane, au niveau de la deuxième paire de poches branchiales ; elle se pédiculise et se détache du lieu de sa formation, telle une goutte de liquide légèrement visqueux. Puis, elle comble sa cavité, s'allonge latéralement et se divise en deux lobes symétriques.

La position de l'ébauche en contact avec la lame péricardique au moment de sa naissance et, davantage, pendant la première phase de sa migration, est une disposition anatomique de courte durée ; bien que n'étant pas spécifiée chez *Ceratodus*, elle semble être, elle aussi, très fréquente chez les Ostéïchthyens, puisqu'elle a été décrite chez *Amia*, le Saumon et la Truite. Elle n'a pas été explicitement mentionnée par Norris (1918*a*) chez les Sélaciens mais elle a été précisée et illustrée chez les Batraciens par Platt (1896), Sanders (1935), Dent (1942) et James (1946). Elle est liée à l'état de développement de la mâchoire inférieure (présence ou non de mésenchyme sous le plancher pharyngien) et aux particularités de la céphalogenèse, mais elle doit être indépendante du stade évolutif du pharynx lui-même, car celui-ci chez les Sélaciens et les Batraciens est creusé d'une cavité, tandis qu'il se présente sous forme de plaque cellulaire bistratifiée chez les Ostéïchthyens.

L'affaissement local en forme d'entonnoir du plancher pharyngien, conséquence de la traction vers le bas de l'ébauche en migration, a été signalé également chez *Amia* (Hill, 1935) ; il ne donne naissance dans aucun cas à un canal thyréoglosse.

La deuxième phase de la migration de l'ébauche indépendante, qui la conduit d'une position juste en avant de la bifurcation hyoïdienne à un emplacement plus en arrière et dorsalement à l'aorte ventrale, est due à des phénomènes de croissance relative des divers éléments de la mâchoire inférieure en évolution (épaississement des couches mésenchymateuses, allongement de l'aorte ventrale). Des migrations apparentes de l'ébauche thyroïdienne résultant de phénomènes comparables de croissance locale ont été déjà signalées chez *Amia* (Hill, 1935), le Saumon (Hoar, 1939), la Truite (Thomopoulos, 1949). Hill chez *Amia* note que l'ébauche vésiculaire indépendante subit une rotation, entraînée par l'aorte ventrale en allongement. Les mesures que j'ai faites sur l'ébauche, après son détachement du pédicule et pendant sa migration apparente au-dessus de l'aorte ventrale, ne me permettent pas de dire qu'un phénomène comparable a lieu chez *Polypterus*. En effet, la dimension la plus courte est toujours dorso-ventrale. J'avais fait la même constatation chez la Truite (Thomopoulos, 1949).

Le détachement de l'ébauche proprement dite du pédicule, ainsi que la disparition de celui-ci, ont lieu au moment où le basibranchial en formation croît progressivement sous le plancher pharyngien et, par son bord antérieur, atteint et dépasse vers l'avant la région où se trouve ce pédicule. On peut penser que la création de cette pièce squelettique, si elle ne la provoque pas, contribue à la rupture du lien entre l'ébauche proprement dite et le lieu de son origine, et à la dislocation du pédicule. Cette idée peut être étayée par le fait expérimental obtenu chez le Batracien *Hyla* (James, 1946). En effet, les animaux, chez lesquels tous les basibranchiaux étaient absents à la suite d'une excision des cellules-mères dont ils sont normalement issus, présentaient une connexion cellulaire maintenue de l'ébauche thyroïdienne avec l'épithélium du plancher pharyngien.

La forme, le mode et le lieu de naissance de la toute première ébauche, ainsi que l'aspect de vésicule initiale, constituent des caractères communs de la thyroïde des Ostéïchthyens. Mais les processus de l'évolution de la première ébauche en follicule initial et, davantage encore, de celui-ci en glande définitive, diffèrent d'une famille et même d'une espèce à l'autre dans les grandes lignes ou dans les détails, comme varient les structures d'ensemble de la thyroïde adulte.

Division du follicule initial en deux parties symétriques unitaires

Cette période de l'évolution de la thyroïde dure environ 48 heures (onzième et douzième jours après la fécondation).

L'ébauche vésiculaire unique, indépendante et impaire du neuvième jour, présente un pincement progressif dans sa région médiane ; ses parois dorsale et ventrale se rapprochent à cet endroit et finissent par se mettre en contact. De ce fait, la cavité initiale est divisée en des cavités latérales et il en résulte la création de deux corps vésiculaires, placés de part et d'autre du plan sagittal, reliés entre eux, juste au-dessus de l'aorte ventrale, par une bande cellulaire bistratifiée. Quelques heures plus tard, à la fin du douzième jour, cette bande cellulaire se rompt, laissant les deux corps vésiculaires latéraux indépendants l'un de l'autre. Ceux-ci, pendant le déroulement du processus de leur séparation, prolifèrent longitudinalement en pointe mousse par leurs bords antérieur et postérieur, de telle sorte qu'à la fin de cette période ils deviennent fusiformes et constituent le point de départ de la création d'un organe bilatéral (pl. II, 1 à 6). Cette évolution de l'ébauche coïncide dans le temps avec deux autres phénomènes : la résorption pratiquement complète du vitellus et l'achèvement de l'organisation du tractus alimentaire qui doit pouvoir être déjà fonctionnel. Au cours de cette période, se réalise également l'anastomose entre vaisseaux afférents (artères thyroïdiennes) et efférents (veines jugulaires inférieures) de la thyroïde ; elle a lieu à un niveau juste rostral, au bord antérieur de la jeune glande, et peu de temps avant que les éléments thyroïdiens se mettent en contact avec les parois vasculaires.

Il faut noter que si le follicule représente l'unité morphologique de la glande pour l'ensemble des Vertébrés, il n' a pas pour autant la même signification embryologique pour tous les groupes. En effet, il constitue pour les Ostéichthyens seuls la forme initiale embryonnaire (issue elle-même d'un amas cellulaire plein), à partir de laquelle prend naissance, par des processus variés, l'édifice thyroïdien. Mais pour les autres Vertébrés, l'unité originelle de la glande est un massif cellulaire (issu lui-même d'une évagination creuse) qui, après prolifération, division pour certains et adjonction éventuelle d'autres ébauches, se creuse de plusieurs cavités créant autant de vésicules.

Chez *Amia*, Hill (1935) décrit un aplatissement du follicule initial et sa division en trois follicules secondaires, un antérieur et deux latéro-postérieurs. Pour expliquer cette évolution il conçoit que ce follicule est comprimé localement du fait de la pression exercée par la veine jugulaire inférieure et subit des tractions d'écartement sur ses trois bords (antérieur et latéraux) du fait de l'attachement de ceux-ci aux branches en état d'allongement de l'aorte ventrale.

Chez *Polypterus*, l'ébauche, au moment de sa division, n'est pas attachée aux vaisseaux émanant de l'aorte ventrale, et ne se trouve pas encore en contact avec les parois de la veine jugulaire inférieure. Il est donc assez difficile de préciser les facteurs agissant sur son évolution, sauf l'intervention éventuelle de l'accroissement du diamètre de l'aorte ventrale à la surface dorsale de laquelle elle se trouve. Par contre, l'allongement dans le sens antéro-postérieur des jeunes éléments thyroïdiens peut être attribué, sans grande erreur, à l'extension des parties de la mâchoire inférieure dans le cadre du développement de la tête.

Pour expliquer cette division du follicule initial, on ne peut pas davantage faire inter-

venir des influences mécaniques des pièces squelettiques du splanchnocrâne, comme cela a été démontré expérimentalement chez des Batraciens (James, 1946). En effet, chez *Hyla*, l'ébauche thyroïdienne, étant en contact avec la face ventrale au niveau de la soudure médiane des cartilages symétriques cératohyaux en avant et hypobranchiaux en arrière, se divise en deux, quand ces cartilages se développent latéralement lors de l'organisation de l'appareil hypobranchial. Si cette relation topographique cartilages-ébauche thyroïdienne est altérée, la division de cette dernière n'a pas lieu. Le follicule initial chez *Polypterus* n'est pas en contact avec des pièces squelettiques mais avec la face dorsale de l'aorte ventrale. Chez la Truite (Thomopoulos, 1949), il évolue d'une façon différente ; situé sous l'aorte ventrale, au niveau du confluent de celle-ci avec les artères hyoïdiennes, tout en se développant rostro-caudalement et en formant des vésicules secondaires par bourgeonnement, il effectue avec ses bords latéraux un mouvement d'enveloppement de l'aorte ventrale. Ceci aboutit à la création d'un manchon autour de cette dernière, pourvu d'expansions antérieures et postérieures. Dans ce cas, l'expansion active du tissu thyroïdien paraît évidente.

Évolution des deux parties symétriques unitaires en glande adulte

Cette dernière période du développement de la thyroïde s'étend du treizième jour à l'âge adulte. Quatre phénomènes fondamentaux s'accomplissent progressivement pendant sa durée. Ce sont des accroissements : de la masse glandulaire ; de la surface des éléments thyroïdiens (lieu d'échanges avec les formations vasculaires) ; de la surface de contact entre ces derniers et les parois des veines jugulaires inférieures ; de la quantité de colloïde.

Le processus d'accroissement et de fragmentation de la masse glandulaire et de création de nouveaux follicules chez *Polypterus* est certainement complexe. D'une part, des bourgeons cellulaires se créent à la surface des structures préexistentes et ils prennent ensuite la forme vésiculaire, avant ou après s'être allongés dans le sens antéro-postérieur. D'autre part, des pincements, après aplatissement local de vésicules relativement grandes, donnent naissance à deux éléments plus petits ; ce phénomène est comparable à celui qui a permis, à partir du follicule initial, la formation des deux structures symétriques unitaires les onzième et douzième jours.

On peut également concevoir, et certaines images histologiques dans la très jeune glande le suggèrent, que la poussée d'une cloison cellulaire à l'intérieur d'une grosse vésicule peut la diviser en deux follicules égaux ou inégaux. Quelles sont les forces qui provoquent cette fragmentation de la masse glandulaire ? Hill (1935), chez *Amia*, attribue la création de plusieurs vésicules à partir des trois premières, issues du follicule initial, à deux facteurs conjoints que les éléments thyroïdiens subissent passivement : d'une part, un allongement antéro-postérieur (en cordons) provoqué par l'accroissement de la longueur de l'aorte ventrale et d'autre part un morcellement en vésicules, auquel contribue probablement la pression des expansions anastomosées des veines jugulaires inférieures. Il est fort probable et même certain que l'intervention de ces deux facteurs puisse expliquer en partie la fragmentation des constituants glandulaires à certains moments de leur évolution. Mais il est indéniable que plusieurs follicules naissent par bourgeonnement (prolifération locale à la surface d'une structure thyroïdienne et formation d'un amas cellulaire

qui se creuse ultérieurement d'une cavité contenant de la colloïde). En outre, au début de l'évolution des corps vésiculaires symétriques, unitaires, on observe leur division en deux follicules par une sorte de cloisonnement, avant que les parois des veines jugulaires inférieures ne viennent en contact avec les jeunes lobes.

Pour Florentin (1932), dont l'étude porte exclusivement sur de très jeunes Téléostéens, la création de nouvelles vésicules est une expression active du tissu thyroïdien. Chaque petit follicule apparaît comme une émanation creuse de l'épithélium d'une large vésicule-mère. Ces évaginations donnant naissance à de nouvelles structures glissent à la surface de l'endothélium des vaisseaux qui côtoient les éléments glandulaires. Ce serait donc, d'après Florentin, les rameaux vasculaires qui fourniraient le canevas sur lequel les constituants de la glande se déplacerait pour prendre position dans l'ensemble de l'édifice thyroïdien. Ce point de vue complète celui qui a été exposé ci-dessus, en ce sens que le tissu glandulaire doit être considéré comme participant activement à sa propre évolution et à son épanouissement sans que le facteur passif exposé ci-dessus ne soit dénié. Le rôle que les vaisseaux jouent dans la dissémination des éléments thyroïdiens ne doit pas être négligeable ; il est mis d'ailleurs en relief chez *Polypterus*, où on ne trouve aucune partie glandulaire en dehors du trajet des veines jugulaires inférieures.

Chez *Polypterus*, la prolifération et la fragmentation de plus en plus poussées ont pour conséquence le morcellement de la masse thyroïdienne en constituants de taille plus limitée. Déliés, laissant entre eux de petits espaces, ils ne sont pas dispersés ; chacun se trouve jointif à un autre au moins. Dans le même temps, chacune des veines jugulaires inférieures se met progressivement en contact de plus en plus intime et large avec la surface développée des éléments thyroïdiens, en envoyant des expansions s'insinuant chaque jour davantage à travers les espaces laissés entre eux (fig. 5, 6, 7, 8 ; pl. II, 7 et 8 ; III). C'est à partir du vingtième jour que chaque lobe commence à ressembler à celui de la glande adulte. Dans celle-ci, les constituants, disposés en chapelets courts anastomosés, se présentent comme s'ils comprimaient et poussaient la paroi de la veine jugulaire inférieure, faisant hernie dans la lumière vasculaire.

Burne (1926) a décrit une disposition quelque peu similaire chez le Téléostéen *Lophius*, dont les éléments thyroïdiens, sans former un réseau épais rappelant la glande de *Polypterus*, sont placés en l'enfonçant contre la paroi d'une grande citerne lymphatique ovoïde, le sinus thyroïdien, en position médiane, sous l'aorte ventrale.

Les artères thyroïdiennes commencent à se mettre en place assez tôt, dès le douzième jour (larve 4b). A cet âge, leur niveau est situé à environ 50 μm rostralement à celui de l'extrémité antérieure de la jeune glande. Dans les 48 heures qui suivent, cette distance s'agrandit (70 μm environ) à la suite de l'allongement des éléments de la mâchoire inférieure. Un peu plus tard, elle commence à diminuer (la thyroïde s'allongeant également vers l'avant). Le dix-septième jour elle est de 65 μm (larve 7), puis le dix-neuvième jour de 30 μm (larve 8a), pour devenir nulle le trentième jour (larve 8b, fig. 9), les éléments glandulaires ayant atteint le niveau des artères thyroïdiennes. Ensuite, la thyroïde s'étend progressivement encore plus rostralement pour couvrir, chez la larve de 45 mm, une distance d'environ 150 μm en avant du niveau des artères thyroïdiennes (pl. III, 7). Le contact de la surface glandulaire avec les parois vasculaires de la veine jugulaire inférieure commence à s'établir peu de temps avant le début de la diminution de la distance des niveaux artères thyroïdiennes-extrémité rostrale thyroïdienne.

La colloïde, chez *Polypterus* adulte, diversement chromophile, homogène ou finement granulaire, contient souvent, notamment dans les follicules volumineux, des hématies ou des vestiges cellulaires. Ces constatations ont été faites et discutées également chez un grand nombre d'espèces d'Ostéichthyens (cf. entre autres Maurer, 1886 ; Gudernatsch, 1911 ; Naccarati, 1922 ; Addison et Richter, 1932 ; Rasquin, 1947 ; Pickford et Thompson, 1948 ; Matthews, 1948 ; Olivereau, 1955). Considérées au début, par certains auteurs, comme traduisant des états pathologiques ou des artefacts, elles sont admises comme étant des aspects normaux du follicule thyroïdien.

Harms (1935), chez *Periophthalmus*, a remarqué qu'après traitement prolongé par la thyroxine d'individus adultes, la thyroïde devenait compacte, encapsulée, comparable à celle des Vertébrés plus évolués, alors qu'elle est diffuse chez l'animal normal non traité. Ce résultat suggérerait-il que l'état diffus de la glande chez les Ostéichthyens est la conséquence de la pauvreté du milieu intérieur en thyroxine sécrétée par les cellules thyroïdiennes elles-mêmes et que, parmi les Poissons osseux, ceux qui possèdent une glande plus ou moins compacte, comme *Polypterus* entre autres, ont des cellules thyroïdiennes sécrétant de la thyroxine en plus grande quantité ?

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Addison, W. H. F., et M. N. Richter, 1932. — A note on the thyroid gland of the Swordfish (*Xiphias gladius* L.). *Biol. Bull.*, **63** : 472-476.

Allis, E. P., 1922. — The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir*. *J. Anat.*, **56** : 189-294.

Arnoult, J., 1961. — Premières observations en captivité sur un Poisson de la famille des Polypteridae : *Polypterus senegalus* Cuv. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **33** : 391-395.

— 1962. — Ponte naturelle suivie d'éclosions chez *Polypterus senegalus* Cuv. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **254** : 2828-2829.

Assheton, R., 1907. — The development of *Gymnarchus niloticus*. The work of J. S. Budgett, Cambridge : 293-422.

Baber, E. C., 1881. — Researches on the minute structure of the thyroid gland. *Phil. Trans. R. Soc.*, **172** : 577-592.

Bougis, P., et M. Ruivo, 1954. — Recherches sur le Poisson de profondeur *Benthocometes robustus* (Goode et Bean) (*Pteridium armatum*, Doederlein) (*Brotulidae*). *Vie Milieu*, suppl. 3 : 155-209.

Bradway, W., 1929. — The morphogenesis of the thyroid follicles of the Chick. *Anat. Rec.* : **42** : 157-167.

Buchmann, H., 1940. — Hypophyse und Thyroidea in individual Zyklus des Herings. *Zool. Jb.*, Anat., Ontog., **66** : 191-262.

Burne, R. H., 1927. — A contribution to the anatomy of the ductles glands and lymphatic system of the Angler Fish (*Lophius piscatorius*). *Phil. Trans. R. Soc.*, Ser. B., **215** : 1-56.

Charipper, H. A., 1929. — Studies on Amphibian endocrines. I. The thyroid gland of *Necturus maculosus*. *Anat. Rec.*, **44** : 117-141.

Daget, J., M. L. Bauchot, R. Bauchot et J. Arnoult, 1964. — Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta zool.*, **46** : 201-244.

Daget, J., M. L. Bauchot et J. Arnoult, 1965. — Étude de la croissance chez *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta Zool.*, **46** : 297-309.

DENT, J. N., 1942. — The embryonic development of *Plethodon cinerens* as correlated with the differentiation and functioning of the thyroid gland. *J. Morph.*, **71** : 577-601.

FERGUSON, J. S., 1911. — The anatomy of the thyroid gland of Elasmobranches, with remarks upon the hypobranchial circulation in these fishes. *Am. J. Anat.*, **2** : 151-210.

FLORENTIN, P., 1932. — Quelques particularités de l'histogenèse de la glande thyroïde chez les Téléostéens. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **109** : 467-469.

FLORIS, G., et M. PALMAS, 1939. — Studi morfologici sulla ghiandola tiroide dei Teleostei. *Archo zool. ital.*, **27** : 119-180.

FRANÇOIS, Y., 1941. — Évolution de la thyroïde chez les Civelles. *C. r. Trav. Fac. Sci. Marseille*, série 1re, **1** (5) : 74-77.

GIACOMINI, E., 1912. — I corpi postbranchiali dei Teleostei. *Rc. Accad. Sci. Instit. Bologna*, n. s., **16** : 77-87.

GOLDSMITH, E. D., 1949. — Philogeny of the thyroid : descriptive and experimental. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **50** (5) : 283-316.

GOODEY, T., 1910. — Vestiges of the thyroid in *Chlamidoselachus anguineus*, *Scyllium catulus* and *Scyllium canicula*. *Anat. Anz.*, **36** : 104-108.

GREIL, 1906. — Ueber die Entstehung der Kiemendarmderivate von *Ceratodus F. Anat. Anz.*, suppl., **29** : 115-131.

GUDERNATSCH, J. F., 1910. — The structure, distribution and variation of the thyroid gland in fish. *J. Am. med. Ass.*, **54** : 227-228.

— 1911. — The thyroid gland of the Teleosts. *J. Morph.*, **21** : 709-782.

GUITEL, F., 1914. — Contribution à l'étude d'une larve de *Polypterus senegalus* Cuvier de 59 millimètres de longueur. *Archs Zool. exp. gén.*, **54** : 411-437.

HAGEN, F. VON, 1936. — Die wichtigstem Endocrinen des Flussaals. Thyroidea, Thymus und Hypophyse im Lebenszyclus des Flussaals (*Anguilla vulgaris*) nebst einigen Untersuchungen über das chromophile und chromophobe Kolloid der Thyroidea. *Zool. Jb.*, **61** : 467-538.

HARMS, J. W., 1935. — Die Realisation von Genen und die einsecutive Adaptation. IV Mitt. Experimentell hervorgerufener Medienwechsel : Wasser zu Feuchtluft bzw. zu Trickenluft bei Gobiiformes (*Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*). *Z. wiss. Zool.*, **146** : 417-462.

HILL, B. H., 1935. — The early development of the thyroid gland in *Amia calva*. *J. Morphol.*, **57** : 533-545.

HYRTL, J., 1852. — Ueber die Pori abdominales die Kiemenarterien und die Glandula thyroidea der Ganoiden. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, **8** : 179-185.

HOAR, W. S., 1939. — The thyroid gland of the atlantic Salmon. *J. Morph.*, **65** : 257-292.

JAMES, M. S., 1946. — The role of the basibranchial cartilages with early development of the thyroid of *Hyla regilla*. University of California Publications in Zool., **51** : 215-226.

KERR, J. G., 1907. — The development of *Polypterus senegalus* Cuv. The work of Budgett J. S., Cambridge : 194-284.

KRAWARIK, F., 1936. — Ueber eine bisher unkanute Drüse ohne Ausfürungsgang bei den heimischen Knochenfischen. *Jb. Morphol. u. mikrosk. Anat.*, Abt. 2, Zeitschrift f. Anat. Forsch., **39** (4) : 555-608.

LIEBER, A., 1936. — Der Jahreszyklus der Schilddrüse von *Misgurnus fossilis* L. und seine experimentelle Beeinflussbarkeit. *Z. wiss. Zool.*, **148** : 364-400.

LYNN, W. G., et H. E. WACHOWSKI, 1952. — The thyroid gland and its functions in cold-blooded Vertebrates. *Quart. Rev. Biol.*, **26** (2) : 123-168.

MAURER, F., 1886. — Schilddrüse und Thymus der Teleostier. *Morphol. Jb.*, **11** : 129-175.

MATTHEWS, S. A., 1948. — The thyroid gland of the Bermuda Parrot Fish (*Pseudoscarus guacamaia*). *Anat. Rec.*, **101** : 251-256.

MÜLLER, J., 1844-1845. — Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. a) *Abh. Akad. Wiss. Berlin* : 117-216 (1844) ; b) *Arch. Naturgesch.*, **11** (1) : 91-142 (1845).

MÜLLER, W., 1871. — Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. *Jena. Z. Med. Naturw.*, **6** : 428-453.

NAGGARATI, S., 1922. — Contribution to the morphologic study of the thyroid gland in *Engys europea*. *J. Morph.*, **36** : 279-293.

NORRIS, E. H., 1916. — The morphogenesis of the follicles in the human thyroid gland. *Am. J. Anat.*, **20** : 411-448.

— 1918*a*. — The morphogenesis of the thyroid gland in *Squalus acanthias*. *J. Morphol.*, **31** : 187-223.

— 1918*b*. — The early morphogenesis of the human thyroid. *Am. J. Anat.*, **24** : 443-465.

OLIVEREAU, M., 1947. — Histologie comparée de l'hypophyse et de la thyroïde des deux types de Rougets : *Mullus barbatus* L. et *Mullus surmeletus* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **224** (8) : 596-598.

— 1954. — Hypophyse et glande thyroïde chez les Poissons. *Ann. Inst. Océanogr.*, **29** : 95-296.

PICKFORD, G. E., et E. F. THOMPSON, 1948. — The effects of purified mammalian growth hormone on the Killifish (*Fundulus heteroclitus Linn.*). *J. exp. Zool.*, **109** : 367-383.

PLATT, J. B., 1896. — The development of the thyroid and supra-pericardial bodies in *Necturus*. *Anat. Anz.*, **11** : 557-567.

RASQUIN, P., 1947. — The influence of light and darkness on thyroid and pituitary activity of the Characin *Astyanax mexicanus* and its caves derivatives. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **93** : 497-532.

SAGE, M., 1973. — The evolution of thyroidal function in Fishes. *Amer. Zool.*, **13** : 899-905.

SANDERS, J. M., 1935. — The development of the thyroid gland in Urodeles. *J. Morph.*, **57** : 597-618.

SHAIN, W. G., S. R. HILFER et V. G. FONTE, 1972. — Early organogenesis of the embryonic Chick thyroid. I. Morphology and Biochemistry. *Devl Biol.*, **28** : 202-218.

SHANER, R. F., 1921. — The development of the pharynx and aortic arch of the Turtle, with a note on the fifth and pulmonary arch of Mammals. *Anat. Rec.*, **21** : 407-429.

SIMON, J., 1884. — On the comparative anatomie of the thyroid gland. *Phil. Trans. R. Soc.*, **134** : 295-303.

STOCKARD, C. R., 1906. — The development of the thyroid gland in *Bdellostoma Stouti*. *Anat. Anz.*, **29** : 91-99.

THOMOPOULOS, A., 1949. — Ébauche et morphogenèse embryonnaire de la glande thyroïde chez la Truite (*Salmo irideus* Gib. et *Salmo truta (fario)* L. *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **38** : 216-254.

— 1950. — Sur la thyroïde de *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **75** : 293-306.

— 1951. — Sur la thyroïde de *Polypterus senegalus* Cuv. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **76** : 67-75.

— 1969. — Ébauche et développement de la glande thyroïde chez *Polypterus senegalus*, Poisson, Brachioptérygien. Séance de démonstration. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **94** (2) : 307.

— 1971. — Naissance et individualisation de l'ébauche thyroïdienne chez *Polypterus senegalus* Cuv. (Poisson-Brachioptérygien). *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **273** : 2134-2137.

THOMPSON, F. D., 1911. — The thyroid and parathyroid glands throughout Vertebrates with observations on some other closely related structures. *Phil. Trans. R. Soc.*, Ser. B, **201** : 91-132.

UHLENHUTH, E., et H. KARNS, 1927. — The follicular pattern of the thyroid gland in *Amblystoma maculatum*. *Anat. Rec.*, **35** : 27-39.

— 1928. — The morphology and physiology of the Salamander thyroid gland. III. The relation of the number of follicles to development and growth. *Biol. Bull.*, **54** : 128-164.

Verna, A., 1966. — Le développement morphologique et histologique du tube digestif de la Truite (*Salmo fario* L.). D.E.S. Fac. Sci. Paris : 35, pl. I à XVIII.

Yoshikawa, T., 1930. — Supplementary study of the morphogenesis of the thyroid gland in the Chick. *J. Coll. Agric. imp. Univ. Tokyo*, **11** : 57-74.

Manuscrit déposé le 5 novembre 1973.

PLANCHE I

Coupes transversales, sauf la 4 qui est longitudinale. Colorations : 1, 3, 4 et 6 à 10-trioxyhématéine-éosine-vert solide. 2-érythrosine-aurantia-orange G-bleu de toluidine. 5-rouge nucléaire solide-picro-indigocarmin.

1. — Larve 1a (4 jours et 19 heures). (Voir aussi la figure 1.) Coupe passant par le milieu de l'ébauche thyroïdienne (th) ; celle-ci, reconnaissable par la chromophilie des éléments de ses cellules, se trouve en position médiane au sein de la lame pharyngienne (lp) et en contact, ventralement, avec la lame péricardique (l). La section étant légèrement oblique, la deuxième artère hyoïdienne afférente (aha) est décelable près du bord gauche de la photo.

2. — Larve n° 1b (5 jours et 5 heures). Coupe moyenne de l'ébauche thyroïdienne (th) permettant de voir la plage cytoplasmique pré-folliculaire (pcp) autour de laquelle sont disposés les noyaux des cellules marginales ; celles-ci comportent des granulations pigmentaires (g) et des plaquettes vitellines (pv) et elles ne présentent pas de limites visibles.

3. — Larve n° 2a (5 jours et 18 heures). Coupe passant à travers le milieu de l'ébauche thyroïdienne proprement dite (E). Cette dernière ayant migré hors de la lame pharyngienne (lp) est placée juste au-dessous de celle-ci et en contact, ventralement, avec la lame péricardique (l). Elle présente, pour la première fois, une petite cavité folliculaire centrale (cf) ne contenant pas de substance chromophile. Le pédicule se trouvant à un niveau antérieur n'est pas visible sur cette coupe.

4. — Larve n° 2b (6 jours et 9 heures). Coupe sagittale passant le long du pédicule (p) et à travers l'ébauche thyroïdienne proprement dite (E) ; illustre la liaison de celle-ci avec le plancher pharyngien et son emplacement juste rostralement à la bifurcation hyoïdienne (B), en contact, ventralement, avec la lame péricardique (l).

5. — Larve n° 2c (6 jours et 17 heures). Coupe moyenne de l'ébauche thyroïdienne proprement dite (E) ; celle-ci est placée à mi-distance entre les lames péricardique (lp) et pharyngienne (l). Elle comporte trois petites cavités folliculaires (cf) ne contenant pas de substance chromophile. La bifurcation hyoïdienne se trouve à un niveau immédiatement plus caudal. Remarquer la présence des veines jugulaires inférieures (vji) nettement dessinées et la formation des blastèmes (bb) qui donneront ultérieurement naissance au basibranchial.

6, 7, 8. — Larve n° 3a (7 jours et 11 heures). Coupes successives de l'arrière vers l'avant, distantes entre elles de 10 µm : 6, coupe moyenne de l'ébauche proprement dite (E). Celle-ci est creusée d'une cavité folliculaire (cf) à contours irréguliers lui donnant l'aspect d'une vésicule glandulaire imparfaite. Se trouvant immédiatement sous le basibranchial (bb) et juste en avant de la bifurcation hyoïdienne, elle comporte, comme précédemment, des cellules contenant des granulations pigmentaires (g) et des plaquettes vitellines (pv). 7, coupe à travers le tiers antérieur de l'ébauche proprement dite (E). Remarquer l'orifice (o), coupe de la gaine du pédicule, se trouvant immédiatement sous le basibranchial et en contact avec le bord supérieur de la section de l'ébauche elle-même. 8, coupe passant par le bord rostral de l'ébauche proprement dite (E). Remarquer la section du pédicule (p) dans sa gaine, juxtaposée à l'ébauche mais non liée avec elle.

9. — Larve n° 3b (7 jours et 20 heures). Section la plus grande de l'ébauche thyroïdienne proprement dite (E). Placée dorsalement à et contre l'aorte ventrale, au niveau de la bifurcation hyoïdienne, elle présente une cavité folliculaire (cf) contenant une faible quantité de colloïde (co) disposée en forme de croissant sur son bord. Remarquer l'excroissance cellulaire (ex) représentant une tentative précoce de complication de la structure de l'ébauche, mais n'aboutissant pas à la création de parties glandulaires annexes. Les limites cellulaires sont très souvent apparentes.

10. — Larve n° 3c (8 jours et 20 heures). Coupe moyenne de l'ébauche thyroïdienne devenue une vésicule typique, le follicule initial (f), ayant une cavité régulière remplie de colloïde spumeuse (co). Il est placé entre le basibranchial et l'aorte ventrale. Les veines jugulaires inférieures (vji) se trouvent de part et d'autre à une certaine distance de la surface de ce follicule. Remarquer ici aussi la tentative de formation d'une excroissance latérale (ex) moins prononcée que chez la précédente larve.

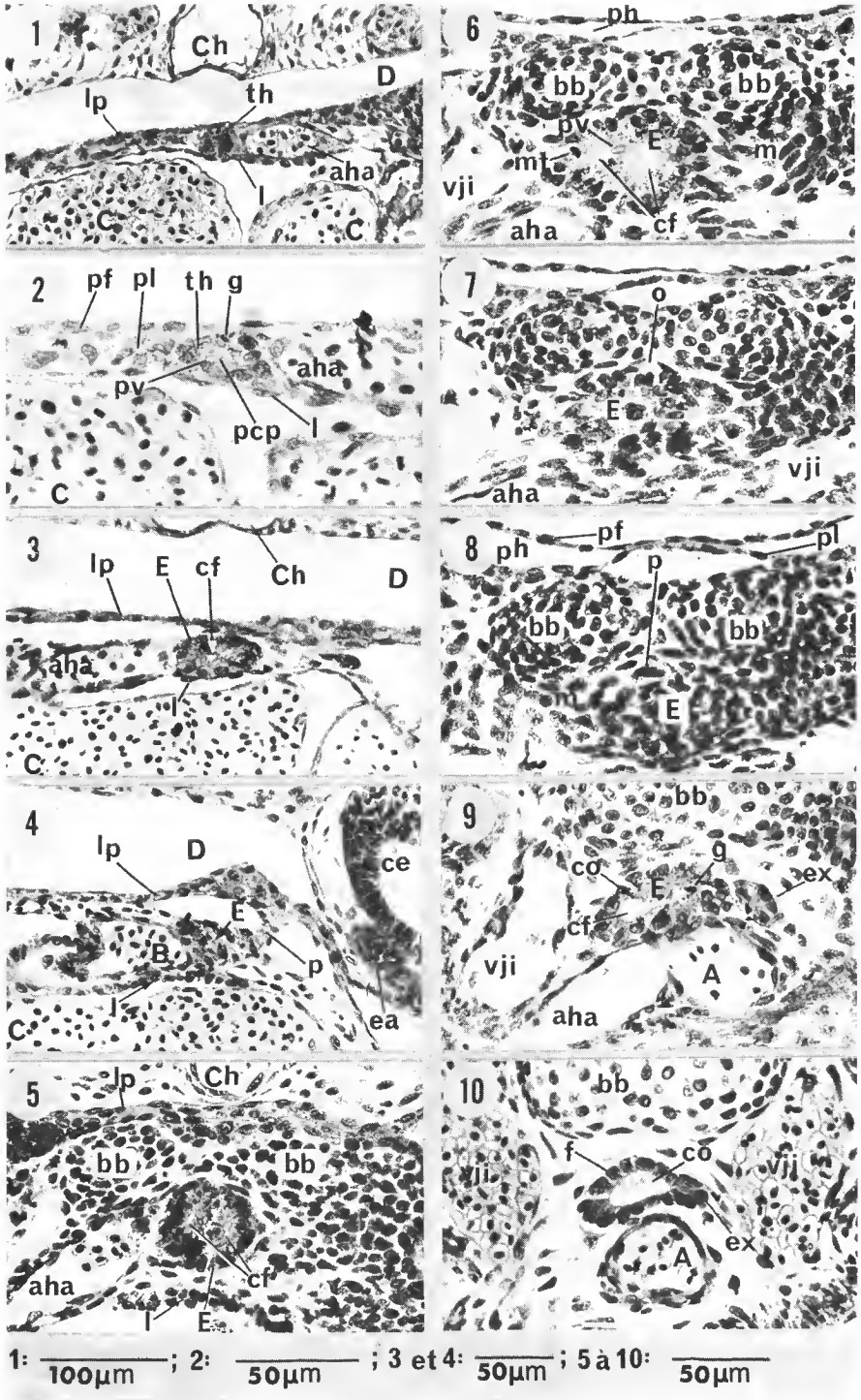
1
Ch
D
lp
th
aha
l
C
C
2
pf
pl
th
g
aha
pv
pcp
l
C
3
lp
E
cf
Ch
D
aha
l
C
4
lp
D
ce
E
B
p
l
ea
C
5
lp
Ch
bb
bb
aha
cf
l
E
6
ph
bb
bb
pv
E
m
mt
vji
aha
cf
7
o
E
vji
aha
8
ph
pf
pl
p
bb
bb
mt
E
9
bb
co
g
E
ex
cf
vji
A
aha
10
bb
f
co
vji
vji
ex
A
1: 100µm ; 2: 50µm ; 3 et 4: 50µm ; 5 à 10: 50µm

PLANCHE I

PLANCHE II

Coupes transversales. Colorations : 1 et 2-rouge nucléaire solide-picro-indigocarmin. 3 à 8-trioxyhématéine-éosine-vert solide.

1 et 2. — Larve n° 4a (10 jours et 10 heures). Coupes passant à travers la région thyroïdienne, aux niveaux indiqués sur la figure 2. Le follicule initial de la précédente larve 3c, ayant subi un pincement médian localisé, a formé deux corps vésiculaires latéraux (cvl) légèrement pointus rostralement (et) comportant chacun une cavité folliculaire remplie de colloïde spumeuse (co) ; ils sont réunis au-dessus de l'aorte ventrale par une plaque cellulaire bistratifiée (isthme = i). Les veines jugulaires inférieures (vji) sont encore éloignées de la surface des éléments thyroïdiens.

3 et 4. — Larve n° 4b (11 jours et 10 heures). Coupes dans la région thyroïdienne aux niveaux indiqués sur la figure 3. Le pincement du follicule initial est plus complet ; les corps vésiculaires latéraux (cvl) qui en résultent sont légèrement allongés vers l'avant (et) et aussi vers l'arrière. La plaque cellulaire constituant l'isthme (i) est plus aplatie.

5 et 6. — Larve n° 5 (12 jours et 10 heures). Coupes dans la région thyroïdienne passant aux niveaux indiqués sur la figure 4. Le pincement du follicule initial étant achevé, l'isthme est rompu et les corps vésiculaires latéraux (cvl) sont complètement séparés (lobes), tout en restant dans la même position latéro-dorsale par rapport à l'aorte ventrale. Il n'y a qu'un seul élément thyroïdien par section de chacun des deux lobes glandulaires. Les veines jugulaires inférieures (vji) sont plus proches de la surface des éléments thyroïdiens qu'auparavant, sans toutefois se mettre en contact avec elle.

7 et 8. — Larve n° 6 (13 jours et 19 heures). Coupes dans la région thyroïdienne passant aux niveaux indiqués sur la figure 5. Chacun des lobes dans sa partie antérieure (coupe 7) est constitué par un seul élément glandulaire, l'amas principal (ap), alors que dans sa partie postérieure (coupe 8) il présente en plus de l'amas principal une expansion, l'amas secondaire (as). Remarquer que les parois des veines jugulaires inférieures (vji) épousent en partie la surface des éléments thyroïdiens, davantage dans la région postérieure des lobes où les veines envoient des expansions s'insinuant entre les deux amas (coupe 8, flèche).

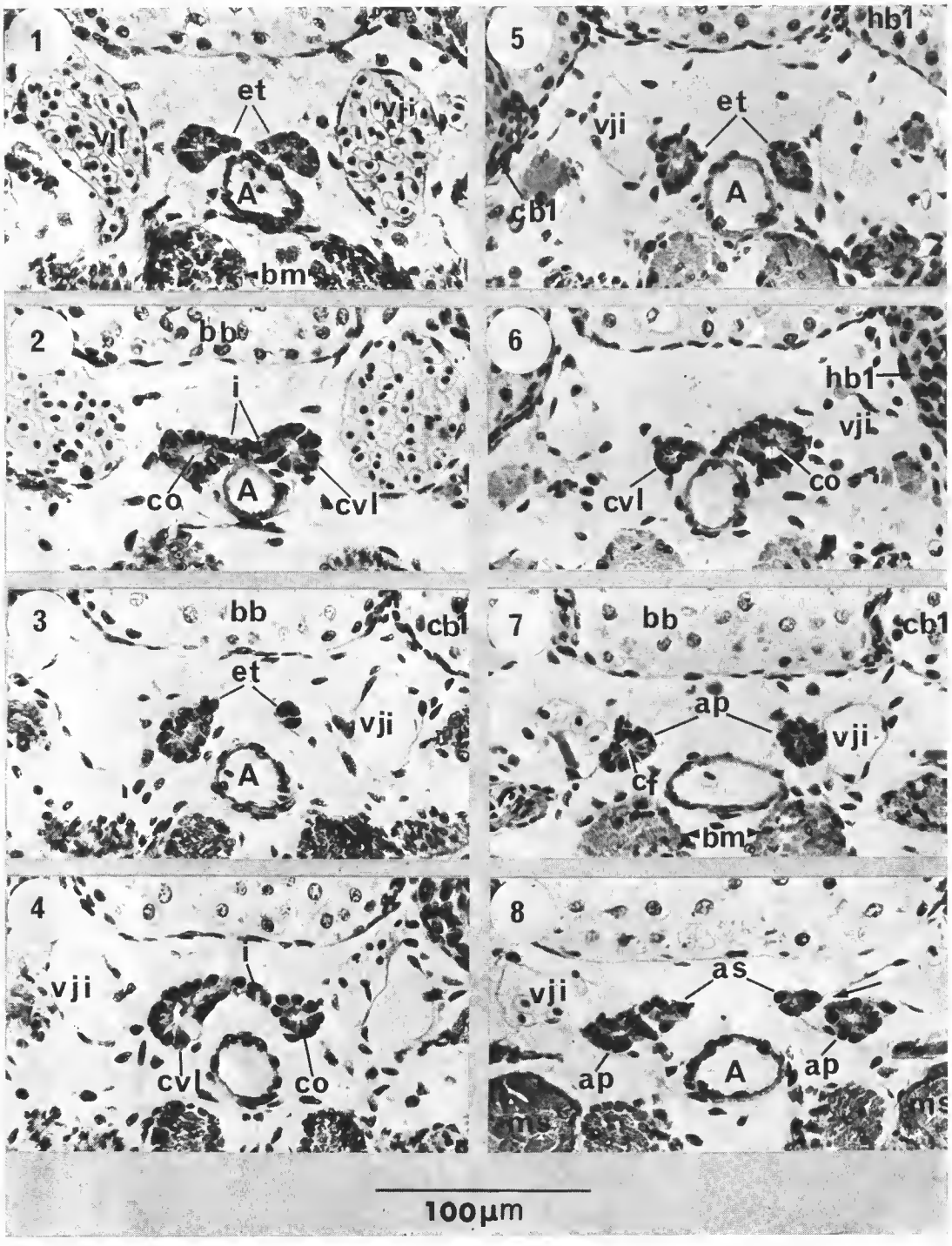
1
et
vji
vji
A
bm
5
hb1
et
vji
A
cb1
2
bb
i
co
A
cvl
6
hb1
vji
cvl
co
3
bb
cb1
et
vji
A
7
bb
cb1
ap
vji
cf
bm
4
i
vji
cvl
co
8
as
vji
ap
A
ap
ms
ms
100µm

PLANCHE II

PLANCHE III

Coupes transversales. Colorations : 1 et 2-rouge nucléaire solide-picro-indigocarmin. 3 à 6-trioxyhématéine-éosine-vert solide. 7 et 8-à l'azan.

1 et 2. — Larve n° 7 (16 jours et 17 heures). Coupes passant à travers la région thyroïdienne aux niveaux indiqués sur la figure 6. Pour chaque lobe, dans la partie antérieure (1) la section de l'amas principal (ap) est plus étendue que celles des amas secondaires (as) en nombre limité (3 à 4). Les parois des veines jugulaires inférieures (vji) épousent intimement sur une plus grande étendue la surface des éléments thyroïdiens. Ceux-ci, dans la région postérieure de chaque lobe (2), peuvent être complètement entourés par ces parois vasculaires grâce aux expansions-digitations qu'elles envoient à travers les espaces existant entre les amas secondaires (2, flèches).

3 et 4. — Larve n° 8a (18 jours et 18 heures). Coupes passant à travers la région thyroïdienne aux niveaux indiqués sur la figure 7. Même dans cette partie antérieure des lobes, les éléments thyroïdiens (et), plus petits, sont nombreux et entourés complètement ou presque par les parois des veines jugulaires inférieures ou de leurs expansions-digitations (4, flèches). Remarquer (3), au-dessus de l'aorte ventrale (A), l'anastomose (an) entre les deux veines jugulaires inférieures ainsi que (4) l'isthme (i) formé par des éléments glandulaires installés au niveau de cette anastomose.

5 et 6. — Larve n° 8b (29 jours et 18 heures). Coupes passant dans la région thyroïdienne aux niveaux indiqués sur la figure 8. Les éléments thyroïdiens (et) sont nombreux et de petite taille, même dans la partie moyenne des lobes (6). Tous ces amas sont entourés intimement, plus ou moins complètement, par les parois des éléments vasculaires des veines jugulaires inférieures (vji). Celles-ci, dans cette même région, présentent des espaces lacunaires proportionnellement moins vastes, par rapport à l'étendue des constituants glandulaires, que chez la larve précédente mais plus larges que chez l'adulte. La forme de l'amas principal fut disloquée à la suite de l'épanouissement-fragmentation de la masse thyroïdienne.

7 et 8. — Stade n° 9. Thyroïde à caractères d'adulte : 7, coupe à travers la mâchoire inférieure d'un individu larvaire de 46 mm de longueur totale. Elle passe par le niveau de la pénétration des artères thyroïdiennes (a) dans la partie antérieure de la glande (T). 8, coupe à travers la région moyenne du lobe thyroïdien gauche (T) d'un individu adulte de 136 mm de longueur totale dont le basibranchial (bb) présente une importante ossification (os) de sa zone marginale. Le réseau constitué par les follicules (fo) en chapelets anastomosés comporte dans ses mailles les sections des éléments vasculaires de la veine jugulaire inférieure correspondante. Les parties lacunaires (lv) de celle-ci sont peu nombreuses et proportionnellement beaucoup moins étendues par rapport à la taille des éléments thyroïdiens que chez la larve 8b.

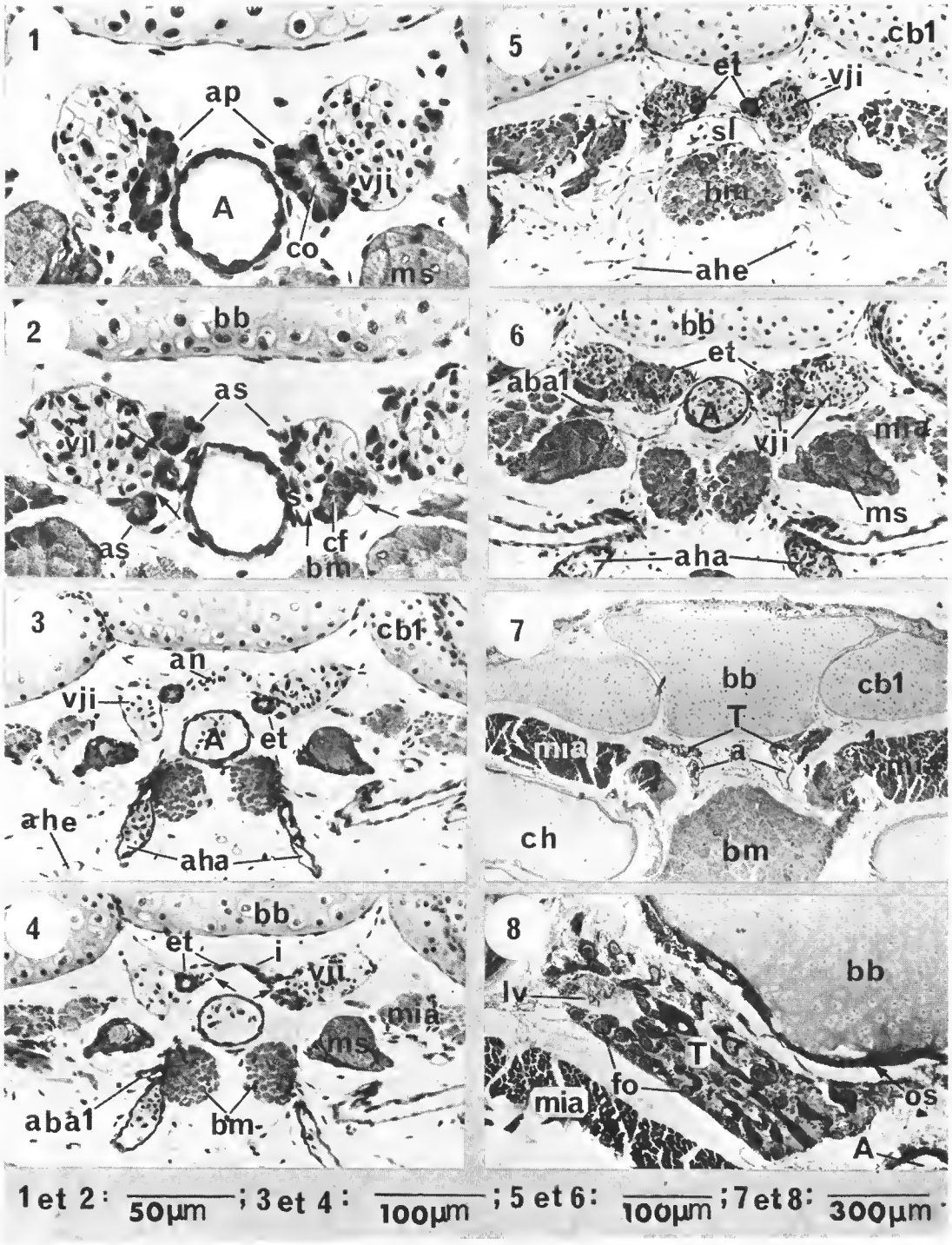
1
ap
A
vji
co
ms
2
bb
as
vji
s
cf
as
bm
3
cb1
an
vji
A
et
ahe
aha
4
bb
et
i
vji
mia
ms
abal
bm
5
cb1
et
vji
sl
bm
ahe
6
bb
et
abal
A
vji
mia
ms
aha
7
bb
cb1
T
mia
a
ms
ch
bm
8
bb
lv
T
fo
mia
os
A
1 et 2 : 50µm ; 3 et 4 : 100µm ; 5 et 6 : 100µm ; 7 et 8 : 300µm

PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 265, nov.-déc. 1974,
Zoologie 187 : 1713-1760.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.